IMPERIAL MYCOLOGICAL INSTITUTE
13. 2. 43

1943 № 6

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'UNION DES RÉPUBLIQUES SOVIÉTIQUES SOCIALISTES

SÉRIE BIOLOGIQUE

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1943

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 6, 1943 Classe des sciences biologiques

В. А. НОВИКОВ

ИССЛЕДОВАНИЕ СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ ХЛОПЧАТНИКА

(*Представлено академиком А. А. Рихтером*)

Главным средством для получения урожая хлопчатника и других культурных растений на засоленных землях является проведение мелиоративных мероприятий по рассолению почвы. Однако эти мероприятия настолько сложны и дороги, что не во всех случаях их можно провести. Поэтому наряду с применением системы мелиоративно-гидротехнических мероприятий рекомендуются и агротехнические. Созванное в 1936 г. специальное совещание указало на необходимость изучения солеустойчивости хлопчатника и создания солеустойчивых сортов.

Избыток солей в почвенном растворе может действовать подобно почвенной засухе, создавая физиологически сухую почву; кроме того, на растении может сказываться собственно действие отдельных ионов солей. Ввиду того, что физиологический центр корней, в связи с ростом растений и изменением водного режима почвы [Balls (*a*), Цивинский], может перемещаться, действие солей почвенного раствора может быть временно или постоянно действующим на растение на протяжении всей его жизни.

Различные растения переносят неодинаково разнообразное действие солей. Так, например, *Ruppia maritima* L. развивается в озерах с очень высокой концентрацией $MgSO_4$ (McKay); *Aponothece utahensis*, наоборот, хорошо развивалась в воде, где присутствовал главным образом NaCl (32.81—34.65%) (Flowers). Harris и Pittman отмечают различную солеустойчивость различных культур. Сергеев (*a*) устанавливает различную солеустойчивость у разных сортов пшениц. $NaHCO_3$ в контентрации 0.05 m оказывает очень вредное влияние на прорастание пшеницы, ржи, овса и других злаков, но сравнительно безвреден для ячменя. Для прорастания ячменя не особенно вреден $(NH_4)_2CO_3$ (Bokorny), тогда как для *Lolium perenne*, *Bromus mollis*, *Fectuca arundinacea* и *Phleum pratense* он очень вреден (Мюллер). $CaCl_2$ в 1% концентрации вызывает сильную задержку прорастания у ярового ячменя и менее сильную у озимого. В большей мере чем $CaCl_2$ задерживает прорастание пшеницы, ячменя, овса и ржи $MgCl_2$ (Hindorff). Вообще же сульфаты менее вредны, чем хлориды (Rusche). Рогальский по прорастанию семян хлопчатника устанавливает, что наиболее вредными являются углекислые соли, менее вредны хлористые и еще менее — сернокислые. Действие чистой соли и действие смеси из ряда солей хотя и однозначной концентрации различно. Даже галофиты, которые в присутствии NaCl растут лучше, чем без него (Келлер, Halket), при засолении почвы уравновешенным раствором дают лучший рост, чем при засолении чистым хлористым натрием (Рихтер). В опытах Рихтера пшеница, подсолнечник и другие культурные растения повышали свою солевыносливость при выращивании в уравновешенном растворе. Уменьшение токсичности в связи с антагонизмом ионов отмечают Harris, Thomas и Pittman.

Так как ионная уравновешенность влияет на отношение растения к концентрации почвенного раствора, то все свои опыты по влиянию концентрации почвенного раствора на хлопчатник мы проводили при засолении почвы уравновешенным раствором Вант-Гоффа—Рихтера, применявшимся в опытах Рихтера и содержащим соли исключительно

в форме хлоридов: 1000 мол. NaCl, 22 мол. KCl, 23 мол. $CaCl_2$, 116 мол. $MgCl_2$.

Этот раствор уравновешен только по катионам, но односторонен по аниону, что безусловно может оказывать отрицательное влияние на растения. Но, поскольку в наших опытах в почву вносились в достаточном количестве азотистые удобрения и она содержала некоторое количество сульфатов, почвенный раствор при засолении раствором Вант-Гоффа—Рихтера был в какой-то степени уравновешен и в анионной части. Повышение концентрации почвенного раствора только за счет введения хлоридов имело то преимущество, что облегчало решение вопроса относительно поступления солей в растение и распределения их по отдельным органам. В этом случае анализ хлора мог дать довольно близкую к истине картину.

Опыты по изучению влияния засоления почвы на хлопчатник проводились в 1928 и 1929 гг. на Астраханской с.-х. опытной станции, в 1934, 1935 и 1936 гг. на Центральной селекционной станции в Ташкенте и в 1938 г. в Ташкентском с.-х. институте. Результаты опытов частично уже были опубликованы (Новиков и Садовская, Рогальский, Рыженкова).

В опытах 1928 г. засоление почв было начато, после того как пересаженные с поля растения вполне укоренились. Соли вносились в почву при поливке до достижения заданной концентрации. Было исследовано восемь вариантов засоления почвы: 0.1; 0.3; 0.5; 0.7; 1.0; 1.3; 1.5; 1.7 *n* по хлору и 0.0 (контроль). В опытах поддерживалась влажность в 60% от полной влагоемкости почвы. Почва для опытов бралась с верхнего горизонта (0—10 см) бэровских бугров и на каждые 19 кг (емкость сосуда) абсолютно сухой почвы было внесено KCl — 6.3 г, суперфосфата двойного — 6.3 г, $NaNO_3$ —3.1 и $CaCO_3$ —12.7 г. 9 июня с полевых посевов Астраханской опытной станции в сосуды был пересажен хлопчатник № 182, который был в фазе развертывания первого листка. Засоление почвы начато 10 июля.

Рис. 1. Рост хлопчатника № 182 при различных степенях засоления почвы. Слева направо: 1) 0.0 *n*; 2) 0.1 *n*; 3) 0.3 *n*; 4) 0.5 *n*; 5) 0.7 *n*

Приведенные в табл. 1 и на рис. 1 данные указывают на высокую чувствительность хлопчатника № 182 к повышению осмотической концентрации почвенного раствора. Даже при сравнительно слабом засолении (0.1*n*) растения резко отстают от растений, выращенных на незасоленной почве. Внесение в почву солей резко подавляет общее развитие и сильно понижает урожайность хлопчатника по сравнению с контролем. Растения приобретают признаки суккулентности, тем бо́льшей, чем больше степень засоления. Здесь происходит изменение анатомо-морфологических признаков в том же направлении, как и у солянок (Дворецкая), только значительно слабее. Келлер (*c*) указы-

вает, что при объезде засоленных полей Средней Азии он встречал хлопчатник с мясистыми листьями, как у солянок. Мы ни в вегетационных опытах, ни на многочисленных засоленных хлопковых полях в Средней Азии не встречали такого резкого увеличения суккулентности у хлопчатника в связи с ростом на засоленных почвах.

Таблица 1

Развитие хлопчатника при различной степени засоления почвы

	Степень засоления почвы								
	0.0*n*	0.1*n*	0.3*n*	0.5*n*	0.7*n*	1.0*n*	1.3*n*	1.5*n*	1.7*n*
Начало бутонизации	Для всех групп отмечено 7 июля								
Начало цветения . . .	30.VII	29.VII	2.VIII	3.VIII	9.VIII	3.VIII	1.VIII	2.VIII	1.VIII
Число образовавшихся за вегетационный период бутонов и коробочек на 1 растение . .	28	19	6	7	5	6	5	5	5
Из них коробочек . .	19	14.5	4	5	3	4	3	2	2
Число опавших бутонов и коробочек . . .	3	5	4	6	4	6	5	5	5
То же в %	10.7	26.3	66.6	85.7	80.0	100	100	100	100

Вопреки наблюдениям Harris, мы не отметили влияния засоления почвы на время наступления цветения.

Сбрасывание коробочек в связи с повышением осмотической концентрации почвенного раствора резко увеличивается. Уже при 0.1*n* сбрасывание возрастает по сравнению с контролем в $2^1/_2$ раза; при 0.3 *n* оно более чем в 6 раз превышает контроль; при 0.5 *n* растение сбрасывает почти в $8^1/_2$ раз больше коробочек, чем в контрольных опытах. Полное сбрасывание наблюдается при засолении до 1.0 *n* и выше. Сбрасывание коробочек при засолении почвы, как правило, происходит с нижних и верхних ветвей, а при небольшом засолении — 0.1 *n*, 0.3 *n* — с ветвей средних ярусов сбрасывания совершенно не происходит.

17 сентября опыт был закончен. Результаты приведены в табл. 2.

Таблица 2

Вес хлопчатника (в воздушно-сухом состоянии)

Средний вес	Степень засоления почвы								
	0.0 *n*	0.1 *n*	0.3 *n*	0.5 *n*	0.7 *n*	1.0 *n*	1.3 *n*	1.5 *n*	1.7 *n*
Средний вес 1-го растения (в г)	101.94	60.18	17.30	9.74	8.87	6.16	5.30	6.05	7.17
В %	100	60.99	17.28	9.73	8.86	6.15	5.29	6.04	7.16
В том числе									
Корни	17.79	12.98	3.95	1.92	1.81	1.53	1.3	1.16	1.02
Стебли	26.12	12.92	2.75	1.55	2.3	1.26	1.87	1.77	2.13
Листья	22.50	12.05	3.83	3.12	3.12	2.56	1.64	2.63	3.5
Коробочки и бутоны .	35.53	22.23	6.77	3.15	1.64	0.81	0.49	0.49	0.52
В %	100	62.57	19.05	8.87	4.62	2.28	1.38	1.38	1.46

Из табл. 2 видно, что урожай как отдельных органов, так и всей надземной массы резко уменьшается уже при засолении почвы в 0.1*n*; при 0.3*n* урожай всей массы почти в 6 раз меньше, чем в контрольных опытах; с увеличением засоления урожайность еще уменьшается.

Сухая масса отдельных частей растений (из разных вариантов) после взвешивания была размолота и проанализирована на содержание хлора (табл. 3) по методу Mach и Reppel. По мере уменьшения урожая в связи с повышением осмотической концентрации почвенного раствора в растении увеличивается содержание солей, что говорит о малой сопротивляемости плазмы корневых клеток хлопчатника проникновению солей.

Таблица 3

Накопление хлора в различных органах растения в связи с засолением почвы

Степень засоления почвы (*n*)	Содержание хлора в % к сух. веществу		
	Бутоны и коробочки	Листья	Стебли
0.0	0.30	1.49	0.53
0.1	0.37	2.26	0.47
0.3	0.52	3.76	1.31
0.5	0.66	4.27	3,18
0.7	0.87	4.50	4.28
1.0	1.34	4.61	4.40
1.3	1.91	5.51	4.90
1.5	2.40	6.57	5·02
1.7	—	11.25	8.5

Рихтер на основании динамики накопления в растениях солей и динамики урожая при различном засолении различает два типа солеустойчивости. Растения первого типа, куда относятся галофиты, жадно накапливают соли и используют их как осмотически деятельные вещества. Это вполне согласуется с результатами исследований Fitting, Yapp, Zellner, Killian, Blanchard. Растения второго типа, к которому Рихтер относит культурные растения и солончаковую полынь *Artemisia maritima*, создают осмотическую активность за счет органических веществ, и их солевыносливость определяется степенью сопротивления проникновению в корень солей. С проникновением внутрь этих растений избытка солей они гибнут. Хлопчатник занимает промежуточное положение: у него выражены признаки первого и второго типов Рихтера. Поэтому отнесение хлопчатника к факультативным галофитам [Balls (*b*)] может иметь под собой основание.

Содержание хлора в отдельных органах растения неодинаково: в коробочках его содержится в 6 раз меньше, чем в листьях; в стеблях немного меньше, чем в листьях, но также значительно больше, чем в бутонах и коробочках. Различное содержание хлора в вегетативных и репродуктивных частях растения говорит о различной проницаемости клеток разных органов для солей. Она особенно мала у репродуктивных органов. В связи с увеличением степени засоления содержание хлора в листьях и стеблях возрастает почти прямо пропорционально возрастанию концентрации почвенного раствора, содержание хлора в коробочках увеличивается в меньшей мере, и с увеличением степени засоления почвы разница в содержании хлора в листьях и коробочках делается все больше (рис. 2).

Увеличение сбрасывания бутонов и коробочек при засолении стоит в полной связи с различием в накоплении солей в бутонах и коробочках, с одной стороны, и в листьях — с другой, с преобладанием их именно в последних [Новиков (*а*)].

В опытах с засолением почвы в 1929 г. растения выращивались из семян, высеянных в сосуды. Для опытов было взято два сорта хлопчатника № 182 и 1306 и применены три варианта засоления: 0.1; 0.2 и 0.3*n*. Посев был произведен 17 мая. Всходы появились 22 мая. Засоление почвы было начато 15 июня и окончено для группы 0.1*n* — 17 июня, для группы 0.2*n* — 25 июня и для группы 0.3*n* — 26 июня. Выращивались растения не в оранжерее, а в вегетационном домике. Остальные условия постановки опытов 1929 г. были такие же, как в опытах 1928 г.

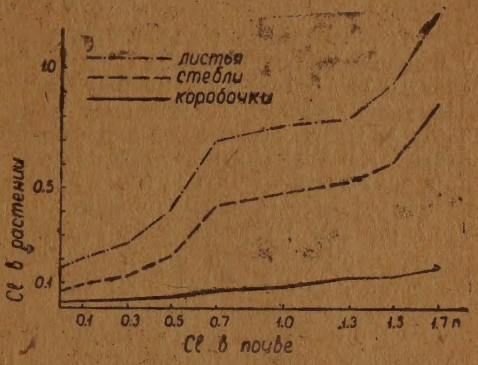

Рис. 2. Накопление хлора в различных органах хлопчатника в связи с засолением почвы (по опытам 1928 г.)

Различий в начале бутонизации в связи с повышением осмотической концентрации почвенного раствора (так же и в опытах 1928 г.) не наблюдалось (табл. 4).

Таблица 4

Изменение бутонизации в зависимости от концентрации почвенного раствора

	Хлопчатник № 182				Хлопчатник № 1306		
	Степень засоления почвы						
	0.0*n*	0.1*n*	0.2*n*	0.3*n*	0.1*n*	0.2*n*	0.3*n*
Начало бутонизации	30.VI	1.VII	1.VII	1.VII	1.VII	1.VII	2.VII
Начало цветения	27.VII	27.VII	27.VII	29.VII	29.VII	29.VII	1.VIII
Число бутонов и коробочек, образовавшихся к моменту созревания (на 1 раст.)	39.0	34.5	20.5	7	32.3	19	5.5
Из них коробочек	33.0	24.5	16	5	25.0	12.2	5.5
Число сброшенных бутонов и коробочек	5.5	10	10	5	11	10	4
То же в %	14.1	29·0	48.8	71.4	34.1	52.6	72.7

На начале цветения отражается только сильное засоление в 0.3*n*. Более слабое засоление — 0.1 и 0.2*n* ни у № 182, ни у № 1306 на начале цветения не сказывается. При засолении в 0.3*n* у № 182 начало цветения запаздывает на 3 дня; раскрытие коробочек также несколько задерживается. Количество образующихся бутонов и коробочек так же, как и в опытах 1928 г., с засолением уменьшается (табл. 4) тем больше, чем сильнее степень засоления. Размер коробочек у обоих сортов при повышении осмотической концентрации почвенного рас-

твора уменьшается. Самые мелкие коробочки были на растениях, развивавшихся при 0.3*n*.

Сбрасывание бутонов и коробочек (табл. 4) с повышением осмотической концентрации почвенного раствора у обоих сортов увеличивалось, что также вполне согласуется с данными опытов 1928 г. Как и в опытах 1928 г., сбрасывание происходит главным образом с верхних и нижних ветвей. Симподиальные ветви как в опытах 1928 г., так и 1929 г. были на засоленной почве значительно короче, чем у контрольных растений. На каждой ветви было не более 2—3 плодовых почек (бутоны и коробочки). При концентрации почвенного раствора в 0.3*n* и выше у них никогда не образовывалось более одной коробочки или одного бутона.

Вес урожая (в воздушно-сухом состоянии), подтверждая результаты опытов 1928 г. как в целом, так и по отдельным огранам у обоих сортов, резко снижается с увеличением степени засоления (табл. 5.). Урожай сырца тоже резко падает с увеличением засоления почвы. Из сравнения урожаев двух испытанных сортов при различном засолении можно притти к выводу, что сорт № 182 является несколько более солеустойчивым, чем сорт № 1306, хотя различия и не очень велики. Различная солеустойчивость у разных сортов хлопчатника отмечена также в работе Рыженковой.

Таблица 5

	Хлопчатник № 182				Хлопчатник № 1306		
	Степень засоления почвы						
	0.0*n*	0.1*n*	0.2*n*	0.3*n*	0.1*n*	0.2*n*	0.3*n*
Средний вес хлопчатника (в воздушно-сухом состоянии)	126.35	66.19	42.75	6.10	59.75	38.39	5.31
В том числе:							
Сырец	55.1	30.45	14.9	—	28.00	15.0	—
Листья	21.9	11.47	8.67	2.93	13.43	7.67	2.67
Стебли	18.83	11.12	10.51	1.48	9.40	8.32	1.3
Стенки коробочек и бутоны	30.52	13.15	8.67	1.69	8.92	7.4	1.4

Определение содержания хлора в различных частях хлопчатника в опытах 1929 г. было произведено по методу Delaville и Brown (Иванов), причем коробочки анализировались не целиком, а по отдельным составляющим их частям (табл. 6).

Анализы показали, что, как и в опытах 1928 г., содержание хлора в разных органах растения различно: в плодоножках хлора содержится всегда значительно больше, чем в листьях; в стенках коробочек хлора почти всегда у № 182 в два или даже в два с лишним раза меньше, а у № 1306 в 3 с лишним раза меньше, чем в листьях; в венчиках хлора еще меньше, а в вате совсем незначительно. Резко уменьшенное содержание хлора в частях коробочек, расположенных выше плодоножки, говорит за то, что основание коробочки — донце — является солевым фильтром растворов, движущихся через плодоножку в коробочку. Несколько большее содержание хлора в растениях в опытах 1929 г., по сравнению с опытами 1928 г., должно быть отнесено к различию внешних условий в том и другом годах. В опытах 1929 г. растения получали больше света, чем в опытах 1928 г. В общем же

Таблица 6

Содержание хлора в разных частях хлопчатника в связи с засолением почвы (в % к сухому веществу)

Степень засоления почвы n	Хлопчатник № 182						Хлопчатник № 1306					
	Листья	Стебли	Плодоножки	Стенки коробочек	Венчики	Вата	Стебли	Листья	Плодоножки	Стенки коробочек	Венчики	Вата
0.0	0.5793	1.915	2.147	0.9291	—	0.1945	—	—	—	—	—	—
0.1	0.9788	2.076	3.786	1.449	—	0.0855	1.016	2.514	3.122	1.070	—	0.3845
0.2	—	3.083	4.512	—	—	—	1.128	3.661	5.614	1.171	—	0.3988
0.3	1.649	5.893	—	2.138	0.9868	—	1.265	4.720	5.975	1.800	0.7218	—

распределение хлора по отдельным частям растения носит тот же характер, что и в опытах 1928 г. Различное накопление хлора в разных органах растения отмечается и другими исследователями (Баславская).

С целью определения отношения хлопчатника к повышенной концентрации почвенного раствора в разные периоды развития, в 1934 г. был произведен опыт в вегетационных сосудах емкостью в 20 кг с засолением почвы в разные периоды развития растений. Были применены следующие варианты засоления: 0.0 (контроль), 0.1n (при набивке сосудов, т. е. перед посевом), 0.1n (путем внесения солевого раствора при поливке во время бутонизации и во время начала цветения). Почва перед набивкой в сосуды была удобрена 6 г азота и 9 г P_2O_5 на сосуд. На всем протяжении опыта влажность почвы равнялась 60% от полной влагоемкости. Сорт хлопчатника — Навроцкий. Сосуд во избежание перегревания почвы обертывался ватой и толем, и последний окрашивался белилами. Методика вегетационных сосудов описана у Соколова, Ахромейко и Панфилова.

Результаты опыта представлены на рис. 3.

На почве, засоленной перед посевом, всходов хлопчатника не было. Подобное же засоление почвы во время бутонизации и цветения не отразилось резко на общем развитии растений и урожае всей сухой массы и урожае хлопка-сырца. Следовательно, наибольшей чувствительностью хлопчатник обладает в период прорастания семян, что обычно учитывается хлопководами (Малыгин).

В опытах 1935 г. были испытаны следующие варианты засоления почвы: 0.05; 0.1; 0.2 и 0.3n, и было найдено, что солеустойчивость является наименьшей в периоде прорастания семян. По мере развития растение как бы постепенно утрачивает чувствительность к солевому воздействию.

При засолении почвы в 0.1; 0.2 и 0.3n солеустойчивость хлопчатника с возрастом повышалась, но урожай как всей массы, так и сырца был даже в самом лучшем случае хотя и незначительно, но все же ниже, чем в контрольных

опытах. При засолении в 0.05*n* урожай не только не уменьшался, но даже несколько возрастал. Этот результат, вероятно, объясняется благоприятным влиянием некоторого количества натрия, присутствующего в растворе, на поступление в растение калия (Буткевич).

Рис. 3. Солеустойчивость хлопчатника. Сорт Навроцкий в разные периоды развития. Слева направо: 1) контроль, 2) засоление (0,1 *n*) в период бутонизации, 3) засоление (0.1 *n*) в период цветения

Сорта, предназначающиеся для культуры на почвах с повышенным содержанием солей, должны обладать устойчивостью к повышенной концентрации почвенного раствора прежде всего в период прорастания. Сорта, устойчивые к повышенной концентрации почвенного раствора, в этот период должны обладать способностью прорастания на концентрированных растворах с меньшей потерей всхожести, чем неустойчивые.

Для обнаружения различия у разных сортов хлопчатника в отношении роста в концентрированных растворах солей в 1935 г. были проведены опыты по выращиванию 50 сортов хлопчатника в чашках Коха с песком (200 г), увлажненным (до 90% полной влагоемкости песка[1]) либо дестиллированной водой (контроль), либо солевым раствором Вант-Гоффа—Рихтера соответствующей концентрации: 0.1; 0.15; 0.2; 0.25; 0.3; 0.4; 0.5*n*. Чашки находились в термостате при 30°С, в каждую чашку помещалось 30 семян. Число проросших семян учитывалось ежедневно в течение 12 дней. Результаты опытов представлены в табл. 7.

Испытывавшиеся в опытах сорта принадлежали к четырем видам: *Gossypium hirsutum* — 37 сортов, *G. herbaceum* — 8 сортов, *G. neglectum* — 4 сорта и *G. barbadense* — 1 сорт. Единственный сорт египетского хлопчатника — *G. barbadense* № 0670, испытанный в опытах, показал очень большую устойчивость к прорастанию на концентрированных растворах. Он дал прорастание на 0.4*n* растворе. Большую устойчивость показали гузы как азиатские — *Gossypium herbaceum*, так и индийские — *G. neglectum*. Из восьми испытанных азиатских гуз семь оказались очень устойчивыми. Из четырех индийских гуз очень устойчивым оказался № 0856. Из 38 сортов американского хлопчатника — *G. hirsutum* семь сортов оказались очень устойчивыми, способными прорастать на 0.4*n* растворе.

[1] Эта степень увлажнения для прорастания оказалась по предварительным опытам оптимальной.

Таблица 7

Процент проросших семян

Видовое название	Название сорта	№ ЦСС Союз-НИХИ	Степень засоления почвы								Примечание
			0.0 (контр.)	0.1*n*	0.15*n*	0.2*n*	0.25*n*	0.3*n*	0.4*n*	0.5*n*	
Gossypium hirsutum	Навроцкий	100	98	97	92	84	64	0	0	—	Среднеспелый сорт
	Dedigreed Lightning Hartsville (США)	154	92	83	78	76	71	48	0	—	»
	Durango (США)	530	86	80	80	80	73	66	0	—	Позднеспелый
	Trice (США)	011	95	95	93	86	74	33	0	—	Скороспелый
	Delfus 6102, Oklahoma (США)	01645	99	99	99	96	95	72	28	—	Среднеспелый
	Delfus 6102, Staneville (США)	02373	94	94	92	90	85	66	4	—	»
	Russel XVIII (США)	01987	88	88	86	57	56	12	0	—	Позднеспелый
	Westex. Columbia westex (США)	0204	95	94	92	92	92	89	28	—	Очень позднеспелый
	Westex (США)	01894	80	78	70	62	61	36	0	—	Засухоустойчивый
	№ 2013 скороспелая линия King (Ганджинская селекц. ст.)	01714	100	100	98	74	67	32	—	—	Скороспелый
	Acala (США)	0522	98	89	84	76	74	56	0	—	Позднеспелый
	Kowden (США)	01652	92	91	84	77	77	38	0	—	»
	Ince, 7-2-2-1 Oklahoma, St. Carolina (США)	01647	70	68	61	60	48	6	0	—	Засухоустойчивый
	Wacona cotton, Texas (США)	02371	98	97	87	81	68	4	0	—	Позднеспелый крупнокоробочный
	Lone star. Texas (США)	0502	82	79	67	60	48	21	0	—	Тоже
	King. Virginia	01446	90	89	86	86	75	28	0	—	Скороспелый
	King. Virginia	0221	98	98	96	96	91	81	0	—	Очень скороспелый
	Type Acala (США)	0278	98	97	96	87	71	60	0	—	Позднеспелый
	Foster 6102 (США)	0519	98	—	—	96	91	41	0	—	Среднеспелый
	Ульт аскоросп. ЦСС	13791	98	—	—	95	93	93	8	0	Ультраскороспелый
	Тоже	1365—8—2	99	—	—	94	82	78	0	0	»
	10092 Roween Texas (США)	01527	84	—	—	71	48	22	0	0	Позднеспелый
	King из Астрахани	0259	96	—	—	88	88	61	0	0	Скороспелый
	Griffin из Южноафрикан. союза	0463	94	—	—	92	78	64	0	—	Позднеспелый
	Cotton из Уганды	01206	96	94	86	86	80	53	0	—	»
	Cotton 43 % (США)	0160	98	—	—	92	92	67	4	0	Среднеспелый
	Acala (США)	012	93	—	—	83	75	50	0	0	Позднеспелый

Таблица 7 (продолжение)

Видовое название	Название сорта	№ ЦСС Союзников	Степень засоления почвы								Примечание
			0.0 (контр.)	0.1n	0.15n	0.2n	0.25n	0.3n	0.4n	0.5n	
	Clewland. Pidmont (США)	0240	94	—	—	94	66	39	0	0	Позднеспелый
	Clewland (США)	01	93	—	—	90	85	57	—	—	"
	Express Weber St. Carolina (США)	051	89	—	—	66	57	8	0	0	Среднеспелый
	Cook (США)	01010	92	—	—	82	78	44	0	0	"
	Wieds № 2 Pedigreed Seed Company (США)	02390	100	—	—	98	85	50	0	0	Позднеспелый
	Snowfaks 2-13-23 (США)	0509	99	—	—	93	80	46	0	0	Очень позднеспелый
	Staneville № 2 (США)	02374	97	—	—	92	80	38	0	0	Позднеспелый
	Triumph 406 (США)	01674	98	—	—	94	35	22	0	0	"
	Mclean, Texas (США)	02310	94	—	—	84	61	44	4	0	"
	Durango (США)	02341	98	—	—	88	61	17	0	0	"
Gossypium herbaceum	Азиатская гуза из Ходжекента	03934	98	96	96	96	95	91	72	—	
	Азиатская гуза Мазар и Шериф (Афганистан)	02923	96	92	90	90	86	84	64	—	
	Азиатская гуза из Хорасанской провинции (Иран)	05799	88	84	80	79	74	64	0	—	
	Тоже	05840	82	80	75	72	65	61	34	—	
	Азиатская гуза из Герата (Афганистан)	05780	90	90	90	90	90	74	40	—	
	Азиатская гуза из Хорасанской провинции (Иран)	05800	74	68	66	64	62	58	20	—	
	Местный голый из Южн. Болгарии (Средне-азиатская гуза)	9759	92	92	92	94	81	—	—	—	
Gossypium neglectum	Индийская гуза, провинция N. L. W. F. (Индия)	02305	89	88	75	70	56	22	0	—	
	Индийская гуза, Type Shanwa (Индия)	0856	100	100	100	95	96	96	80	—	
	Индийская гуза (Индия)	021129	92	92	90	90	84	84	0	—	
	Индийская гуза, Nishigahara (Япония)	01825	99	—	—	86	56	42	0	—	
Gossypium barbadense	Ashmuni (Верхний Египет)	0670	93	91	91	91	90	77	74	—	

Большая устойчивость по прорастанию на солевых растворах у гуз определяется, очевидно, многовековой культурой их в районах, малообеспеченных водой и богатых засоленными землями. К сожалению, гузы наряду с хорошей солеустойчивостью обладают низкими качествами урожая, в связи с чем они и были вытеснены из посевов в республиках Средней Азии сортами американского хлопчатника (*G. hirsutum*).

Гузы, как солеустойчивые сорта хлопчатника, из-за низкого качества урожая не могут быть использованы непосредственно. Но их ценное свойство — солеустойчивость — может и должно быть использовано в широко развернувшихся на селекционных хлопковых станциях Союза межвидовых гибридизациях гуз с американскими хлопчатниками.

Индийские гузы также являются довольно устойчивыми, и из четырех испытывавшихся сортов один очень устойчив, давая 8% прорастания даже при 0.4*n* солевом растворе. Поэтому индийские гузы так же, как и азиатские, могут быть использованы в гибридизационных работах. Среди сортов американского хлопчатника (*G. hirsutum*) сравнительно с гузами мало солеустойчивых форм. Из сортов американского хлопчатника устойчивыми оказались: Delfus № 01645 и № 02373, Westex № 0204, ультраскороспелые сорта ЦСС. СоюзНИХИ № 13791 и № 1365-8-2, „43%-cotton" № 0160, 02350. Эти сорта могли бы быть непосредственно использованы на землях с повышенным содержанием растворимых солей.

Сергеев (*b*) и Сергеев и Лебедев утверждают о наличии корреляции между солеустойчивостью и засухо- и холодоустойчивостью у сортов пшеницы.

В отношении испытанных сортов хлопчатника такой корреляции нам заметить не удалось. Засухоустойчивость растения, например, может в очень большой степени определяться длиной его корневой системы, что для солеустойчивости может не иметь значения.

Физически сухая почва физиологически может быть несколько уподоблена влажной с высокой концентрацией раствора. Как в первом, так и во втором случае, наряду с трудностями добывания воды из концентрированного раствора, проявляется также и специфическое действие ионов растворенных солей. С другой стороны, устойчивость клетки к морозу и к сухости в некоторой степени определяется количеством содержащихся в ней гидрофильных коллоидов. Поэтому для определения сопротивления растения обезвоживающему действию мороза и сухости можно как в том, так и в другом случае пользоваться определением содержания гидрофильных коллоидов [Новиков (*a*)]. Но способность растения сопротивляться обезвоживанию не будет всегда совпадать со способностью сопротивления растения морозу и засухе, так как устойчивость растений против мороза и против засухи, помимо содержания гидрофильных коллоидов, определяется еще и целым рядом других моментов.

При развитии растений на почве с большим содержанием растворимых солей в связи с трудностями получения растением воды из концентрированного почвенного раствора условия роста растений в этом случае будут походить на условия роста в сухой почве. Поэтому и здесь сохранение жизненности растения в некоторой степени будет определяться количеством содержащихся в растении гидрофильных коллоидов и их способности сопротивляться коагуляции. Но, очевидно, сама коагуляция коллоидов от обезвоживания и от действия ионов различна так же, как, например, она различна от действия разных ионов.

Заключения Сергеева об общности средств сопротивления растения действию неблагоприятных факторов основаны, с одной стороны, на небольшом числе испытанных сортов пшеницы, а с другой — на неточном определении отношения растения к воздействию того или иного фактора.

Разумеется, некоторые растения могут одновременно обладать способностью сопротивления ряду неблагоприятных факторов, но это следует понимать, как наличие у данного растения ряда соответствующих свойств, а не как идентичность физиологических факторов разных форм устойчивости.

Для прорастания семени необходим целый ряд условий. Одним из них является вода.

Результаты опытов по определению поступления воды в семена хлопчатника Пима из концентрированных растворов изображены на рис. 4, из которого видно, что:

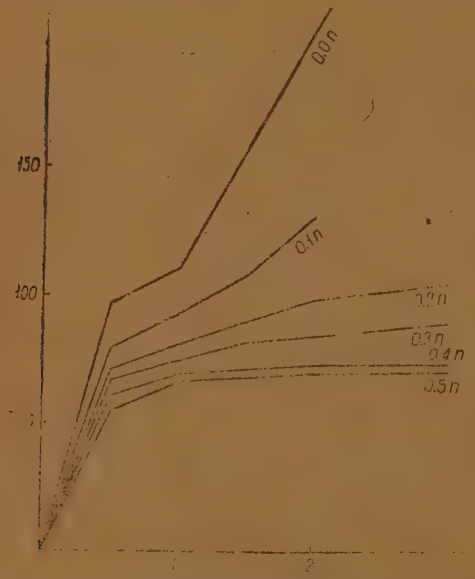

Рис. 4. Поступление воды в семена хлопчатника сорта Пима из дестиллированной воды и растворов Вант-Гоффа—Рихтера различной концентраций. На абсциссе — дни. На ординате — процент воды (на сухое вещество семени)

1. Прорастание на дестиллированной воде и концентрированных растворах, если оно происходит, то при одном и том же определенном содержании в семени воды.

2. Большая часть насасываемой семенами воды до прорастания (больше 60%) поступает в семя почти с одинаковой скоростью в почвах, увлажненных как дестиллированной водой, так и солевыми растворами. Это вода, насасываемая исключительно силой набухания коллоидов семени.

3. Насасывание семенами остальной воды (около 40%) происходит при различных концентрациях солей с различной скоростью. Оно происходит тем медленнее, чем концентрированнее раствор; в растворах, из которых семена не могут воспринять нужного количества воды, прорастания семян не происходит.

Осмотическая активность, с помощью которой воспринимается семенами вода сверх воды набухания коллоидов, создается за счет превращения имевшихся в семени запасных органических веществ. Минеральные соли до прорастания семенем хлопчатника в заметном количестве не поглощаются, а потому и не могут играть роли в его осмотическом балансе, но после прорастания не исключена возможность участия в этом и проникающих в проросток солей. Опыты по определению поступления хлора в прорастающие семена индийской гузы № 0856 и американского хлопчатника (сорт Навроцкий), результаты которых представлены в табл. 8, показали, что хорошо прора-

стающая на концентрированных растворах солей индийская гуза (*G. neglectum*) № 0856 поглощает хлор в несколько раз энергичнее, чем сорт американского хлопчатника Навроцкий. Интересно в связи с этим отметить, что гуза на растворах тростникового сахара прорастает хуже, чем на солевом растворе Вант-Гоффа—Рихтера. Так, например, гуза № 0856 на солевом растворе концентрации 0.4*n* проросла на 80%, а на растворе тростникового сахара той же концентрации только на 44%. У сорта Навроцкий же таких различий не наблюдалось. Эти результаты могут быть обусловлены различной проницаемостью разных растений для разных веществ. Благовещенским отмечены факты различной проницаемости солей уравновешенного раствора и тростникового сахара для разных растений.

Таблица 8

Концентрация раствора	Количество хлора, воспринятое прорастающими семенами на 1 сутки из растворов Вант-Гоффа—Рихтера на 1 г сухого вещества			
	в г		в %	
	0856	Навроцкий	0856	Навроцкий
Дистиллированная вода	0.00226	0.00202	0.226	0.202
0.05*n*	0.00497	0.00244	0.497	0.244
0.1*n*	0.00923	0.00370	0.923	0.370

Насасывание воды за счет осмотического давления является решающим в прорастании семян на концентрированных растворах. Семена, способные при набухании создать большую осмотическую активность, будут способны прорастать на более концентрированном растворе, чем семена, обладающие небольшой осмотической активностью. То, что прорастающие семена обычно имеют небольшую осмотическую активность, и определяет наибольшую чувствительность растений к концентрированному раствору в период прорастания. С появлением семядолей у растения увеличивается способность насасывания воды за счет транспирации, и поэтому растение получает возможность воспринимать воду из тех растворов, на которых не могли прорастать семена этого растения. В опытах 1928 г. американские хлопчатники, получившие соли после того, как они укоренились, росли даже при очень высоких концентрациях солей (от 0.1 и до 1.7 *n*). Хлопчатник, растущий на засоленной почве, транспирирует, но „плача" у этих растений обнаружить не удалось. Это говорит за то, что в данном случае одного корневого давления недостаточно для восприятия воды из почвы.

Кроме того, повышение солеустойчивости растения с возрастом обусловливается развитием у галофитов анатомических приспособлений для выделения солей наружу. Известны солевые железки у видов *Statice, Tamarix, Reaumuria,* устьица злака *Aeluropus littoralis* и другие приспособления, наличие и деятельность которых установлена многими исследователями (Volkens, Marieth, Щербак, Ruhland, Келлер, Шардаков).

Удаление избытка солей из тканей происходит не только с помощью солевых железок, но и благодаря аккумуляции их в волосках и покровных тканях.

Таковы, например, шаровидные волоски, густо покрывающие нижнюю поверхность листьев семейства лебедовых. Эти волоски по мере

накопления в них солей отпадают и тем самым освобождают растение от избытка солей (Lukaszewicz). Исследования, произведенные Шардаковым (*b*), показали, что хлопчатник, не обладающий солевыделительными железками и опадающими волосками, имеет способность локализации солей в эпидермисе листьев, в железистых волосках, в обкладочных клетках внутренних железок и в листовых нектарниках. Автор предполагает, что скопление солей в хлорофилоносной паренхиме происходит только после переполнения клеток эпидермиса и железистых волосков. Растение, удаляя избыток солей в эпидермальные клетки, волоски, нектарники и т. п., освобождает ассимиляционную ткань от их влияния на основной жизненный процесс — фотосинтез.

При проращивании семян различных сортов хлопчатника на солевых растворах было обнаружено, что одни сорта прорастали хорошо на 0.3 и 0.4 *n* растворе, другие же на этих растворах не прорастали совсем или же давали очень низкий процент прорастания.

Рис. 5. Засоление почвы в различные фазы. Слева направо: контроль; фаза трех листочков; фаза бутонизации; фаза цветения. Сорт Delphus 01645

Для суждения о том, сохранят ли сорта, солеустойчивые в фазе прорастания, повышенную солеустойчивость по сравнению с менее устойчивыми по прорастанию и в других фазах, был проведен следующий опыт. Для опыта было взято четыре сорта американского хлопчатника: Навроцкий, Express Weber № 10511, Delfus № 11645 и Westex № 0204. По прорастанию на солевых растворах (табл. 7), Навроцкий и Express Weber характеризуются как менее устойчивые, Delfus и Westex как более устойчивые. Из всех четырех сортов Delfus по прорастанию показал себя, как наиболее устойчивый. Семена этих сортов были высеяны в вагнеровские сосуды, вмещавшие 20 кг абсолютно сухой почвы. На каждые 20 кг абсолютно сухой почвы было при набивке внесено 4 г азота и 6 г P_2O_5. Во избежание перегревания сосуды укутывались, как отмечено выше. За 5 дней до посева почва была увлажнена до 60% от полной влагоемкости. Поливка в начале опыта, когда растения были маленькими, производилась один раз, а в середине лета два и три раза в день. В каждом сосуде культивировалось по одному растению. Были применены следующие варианты засоления: контроль, засоление в фазе трех листочков, засоление в начале бутонизации и засоление в начале цветения. Во всех случаях степень засоления была одна и та же —

0.2*n*. Засоление производилось при поливке раствором Вант-Гоффа—Рихтера в несколько приемов.

В табл. 9 приведены данные урожая сухой массы. Общее состояние растений представлено на рис. 5, 6, 7. По урожаям отдельных органов, сырца и всей массы и общему развитию можно заключить, что сорта, наиболее солеустойчивые по прорастанию на концентрированных растворах, оказываются также наиболее солеустойчивыми и в другие периоды развития. Из всех испытанных сортов сорт Delfus №-1645 оказался самым солеустойчивым.

Рис. 6. То же, что и на рис. 5. Сорт Westex 02041

По урожаю всей наземной массы сорта Westex 02041 и Delfus 1645 и по урожаю сырца и всех других органов сорт Delfus 1645 так же, как и сорт Навроцкий в опытах 1934 г., с возрастом увеличивают свою солеустойчивость.

Рис. 7. То же, что и на рис. 5. Сорт Express Weber

Другие сорта по урожаю всей массы, сырца и других органов, а также сорт Westex по урожаю сырца, стеблей и створок при засолении во время бутонизации показали меньшую солеустойчивость, чем при засолении в другие периоды (фазы трех листочков и начала цветения).

Это может объясняться особой чувствительностью хлопчатника во время бутонизации к внезапному повышению концентрации почвенного раствора, так же как к недостатку воды (Цивинский). Можно это объяснить и условиями постановки опыта. В молодом возрасте до бутонизации у хлопчатника корни развиваются преимущественно в двух верхних частях сосуда. Во время же бутонизации корни обильно распространяются и в нижней части сосуда. В этом месте количество корней ко времени бутонизации и особенно корней поглощающих больше, чем в двух верхних третях сосуда. При внесении в сосуд с поливной водой солей создается в первое время нежелательное преимущественное засоление дренажа сосуда и слоя почвы, непосредственно с ним граничащего. Эта неравномерность засоления почвы, в первые дни после внесения солей, не опасна в случае молодых растений, но она крайне не желательна в случае более взрослых растений, например, во время бутонизации. Здесь вносимые соли, создавая высокую концентрацию, убивают большую часть поглощающих корней растения. От нанесенного повреждения растение оправляется с большим трудом. Рост надземной части растения резко замедляется (табл. 9).

Таблица 9

Название сортов	Фазы, в которые произведено засоление почвы	Вес (в воздушно-сухом состоянии) в г				
		Листья	Стебли	Створки	Сырец	Вся надземная масса
Навроцкий	Контроль	58.2	47.9	43.7	155.5	304.8
	Фаза трех листочков	35.4	21.1	21.4	78.5	157.5
	Бутонизация	30.0	22.4	21.3	62.1	139.8
	Цветение	49.1	40.4	31.4	95.5	216.4
10511 Express Weber	Контроль	61.4	74.3	58.5	177.6	371.8
	Фаза трех листочков	29.5	24.8	27.8	80.5	162.2
	Бутонизация	28.5	25.5	23.9	62.4	140.2
	Цветение	44.1	42.2	37.6	109.5	233.3
02041 Westex	Контроль	70.3	77.0	67.0	173.9	388.2
	Фаза трех листочков	33.9	35.7	31.7	90.5	181.7
	Бутонизация	47.7	33.4	31.2	81.8	191.1
	Цветение	57.0	52.1	42.8	102.0	253.9
01645 Delfus	Контроль	61.2	71.7	64.6	167.4	364.8
	Фаза трех листочков	26.2	26.2	28.6	75.7	138.7
	Бутонизация	38.4	38.1	37.3	92.3	206.1
	Цветение	52.6	51.0	52.3	138.6	294.57

Корневая система в связи с повреждением становится более проницаемой для солей. Растения в этом варианте содержат хлора значительно больше, чем растения в других вариантах опытов (табл. 10). Избыточное поступление солей усугубляет вред, нанесенный растениям повреждениями корневой системы. Следует отметить, что наиболее устойчивый сорт Delfus 01645 даже и в этих условиях сохраняет бо́льшую, по сравнению с другими сортами, устойчивость. Накопление солей при засолении во время бутонизации у него такое же, как и при засолении в фазе трех листочков. Следовательно, его корневая система, если и была повреждена, то в меньшей степени, чем у растений других сортов.

При сопоставлении накопления хлора с устойчивостью (табл. 9 и 10) выявляется то, что уже было отмечено в опытах 1928 г., а именно, что солеустойчивость хлопчатника тем больше, чем меньше проникает в него солей. Это справедливо как в отношении сортовой устойчивости, так и возрастной для разных сортов.

Рис. 8. Слева направо: 1) контроль, 2) семена замочены в 0.4% борной кислоты, 3) семена замочены в 0.7% борной кислоты. Почва не засолена

В 1938 г. на вегетационной площадке кафедры физиологии Ташкентского с.-х. института нами был проведен еще раз опыт на двух сортах хлопчатника — 8517 и Delfus 01645 — по определению солеустойчивости в разных фазах. Методика проведения опыта та же, что и в опыте 1936 г. Были испытаны следующие варианты: контроль, засоление почвы в фазу семядолей, в фазу бутонизации и в фазу цветения. Засоление в фазу бутонизации было разбито на два варианта: в одном — количество солей, нужное для доведения почвенного раствора до 0.2*n* по хлору, было дано в четыре приема в течение четырех дней, а в другом — это количество солей было внесено в десять приемов в течение шестнадцати дней. Опыт, кроме проверки результатов прежних опытов, должен был дать ответ на вопрос о том, действительно ли у хлопчатника во время бутонизации имеется особый критический период в отношении воздействия солей или же этого периода нет и отмеченная в опыте 1936 г. повышенная чувствительность обусловлена техникой проведения опыта.

Таблица 10

Название сортов	Содержание хлора в листьях (в % к сухому веществу)			
	Контроль	Засоление произведено в фазе		
		семядолей	начала бутонизации	начала цветения
Навроцкий	0.6	2.1	2.5	1.5
Westex	0.8	1.7	2.0	1.5
Express Weber	0.5	1.6	2.0	1.5
Delfus	0.6	1.4	1.4	0.7

Результаты опыта по данным сухого веса урожая представлены в табл. 11. Из таблицы видно, что внезапное засоление почвы во время бутонизации (засоление в 3 приема) приводит к меньшему урожаю как общей массы, так и отдельных органов, чем при постепенном засолении (засоление в 10 приемов). Соли в последнем случае имели возможность более или менее равномерно распространиться по всей массе почвы сосуда, временно не создавая чрезмерно высокой концентрации в дренаже и примыкающем к нему слое почвы. Анализы содержания хлора в различных органах растений при обоих вариантах засоления во время бутонизации показывают (табл. 12), что при быстром (в 3 приема) засолении в растении накопляется больше солей, чем при более медленном засолении (в 10 приемов). Следовательно, можно заключить, что у хлопчатника во время бутонизации нет особой чувствительности — критического периода — в отношении концентрации почвенного раствора. Большую чувствительность хлопчатника к солям во время бутонизации, отмеченную в опытах 1936 г., надо рассматривать как результат неправильной постановки опытов.

Таблица 11

Фаза, в которой произведено засоление почвы	Воздушно-сухая масса (в г)					
	Сырец	Створки	Стебли	Листья	Корни	Всего
Сорт 01645 Delfus						
Контроль	144.4	41.9	75.7	63.5	33.0	358.5
В фазе семядолей	44.5	18.2	18.0	21.4	13.6	115.7
В фазе бутонизации:						
а) соли внесены в 3 приема	58.5	18.9	22.5	25.9	20.0	145.8
б) „ „ „ 10 приемов	68.5	19.6	25.1	37.6	23.8	174.6
В фазе начала цветения	89.1	37.5	56.9	44.3	29.1	256.9
Сорт 8517						
Контроль	138.6	47.2	66.3	84.3	26.2	362.6
В фазе семядолей	26.5	7.5	8.5	20.1	3.5	66.1
В фазе бутонизации:						
а) соли внесены в 3 приема	43.4	16.4	13.5	29.3	7.0	109.6
б) „ „ 10 приемов	57.0	19.9	18.8	42.5	18.5	156.7
В фазе начала цветения	83.6	28.1	43.7	56.4	26.2	238.0

Накопление хлоридов в отдельных органах такое же, как и в ранее описанных опытах. При засолении в более поздние фазы развития хлора накапливается в растении меньше, чем при засолении в ранние фазы развития. Сорт Delfus 01645 на засоленной почве дает большие урожаи, чем сорт № 8517. Его большая солеустойчивость стоит в связи с меньшим накоплением хлора в надземных частях при росте на засоленных почвах. Менее солеустойчивый сорт № 8517 на засоленных почвах накапливает хлора больше.

Наибольшей чувствительностью к солям и, следовательно, наименьшей солеустойчивостью отличается хлопчатник в периоде прорастания. Предельным засолением почвенного раствора, при котором еще происходит прорастание существующих промышленных сортов, является 0,2*n* по хлору. По исследованиям Рогальского при углекислых солях предел прорастания семян хлопчатника несколько уменьшается, а при сернокислых солях он несколько увеличивается. Уже с момента развития семядолей хлопчатник менее чувствителен к

солям и способен развиваться при концентрации почвенного раствора в 0.3 *n* по хлору. Большая чувствительность к засолению в периоде прорастания объясняется, прежде всего, недостаточной способностью насасывания воды у прорастающего семени, что не дает ему возможность воспринять в нужном количестве воду из засоленного почвенного раствора. Это, кроме того, объясняется и тем, что проростки обладают повышенной способностью поглощать соли. Растение, имеющее надземные органы, приобретает более высокую способность насасывать воду, так как в этом случае сосущая сила корней увеличивается за счет верхнего концевого двигателя, созда-

Рис. 9. То же, что на рис. 8. Почва засолена

ваемого транспирацией. Кроме того, у взрослого растения имеются в большем количестве железистые волоски, внутренние железки, нектарники и другие анатомические образования, аккумулирующие соли и тем самым вычленяющие их из сферы вредного действия. В этом отношении хлопчатник близко примыкает к галофитам. Во взрослом состоянии хлопчатник может легко переносить сравнительно большое засоление почвы — 0.5—1% хлора при расчете на сухое вещество почвы. Семена хлопчатника при таком количестве солей в почве прорастать не могут. Поэтому селекция хлопчатника на солеустойчивость должна производиться прежде всего в первом периоде развития — периоде прорастания. Этот первый период работы удобнее всего проводить в лаборатории, оценивая солеустойчивость по способности семян прорастать на концентрированных растворах. Сорта, устойчивые по прорастанию семян на концентрированных растворах, оказываются устойчивыми к солям и в другие периоды развития. Солеустойчивые сорта должны обладать высокой водонасасывающей силой и слабой способностью поглощать соли.

Поэтому приемы, уменьшающие поступление солей в растение, будут приводить к повышению его солеустойчивости.

Работы по физиологической роли соли бора Школьника (*a*) и Шестакова и Сывороткина указали на способность бора, присутствующего в питательном растворе, уменьшать поглощение минеральных солей. В опытах, проведенных нами в 1934 г. [Новиков (*c*)], присутствие бора резко снижало поступление хлора в проростки хлопчатника (табл. 13).

Хлопчатник относится к числу растений, потребность которых в боре относительно велика (Eaton).

Таблица 12

Части растения	Содержание хлора (в % на сухое вещество)				
	Контроль	Засоление произведено в фазе:			
		семядолей	начала бутонизации		начала цветения
			в 3 приема	в 10 приемов	
		Сорт 01645 Delfus			
Листья	0.32	3.43	2.96	2.27	2.35
Стебли	0.35	1.57	1.09	0.95	0.86
Створки	0.34	1.20	1.33	1.16	1.09
		Сорт 8517			
Листья	0.90	6.30	3.99	3.04	3.61
Стебли	0.51	1.98	2.06	1.66	1.57
Створки	0.58	2.23	1.65	1.28	1.06

Наряду с этим отмечается и большая устойчивость хлопчатника к повышенным концентрациям бора, которые для других растений являются уже токсичными.

Таблица 13

Содержание хлора (в % на сухое вещество) после выдерживания семян в солевых растворах (0.03 mol NaCl) с бором и без бора[1]

Сорта	Продолжительность опыта			
	2 дня		5 дней	
	без бора	с бором	без бора	с бором
Навроцкий	—	—	0.6227	0.4109
№ 1306	1.076	0.5131	0.9274	0.7005
Пима	0.4553	0.2749	0.9919	0.5394

Исходя из этого, нам казалось возможным удовлетворить потребность хлопчатника в боре путем намачивания перед посевом семян в борной кислоте.

Первые опыты с намачиванием семян хлопчатника в борной кислоте были проведены в 1934 г. Результат получился положительный. Растения, семена которых намачивались в борной кислоте, лучше росли и дали большой урожай как на незасоленной почве, так и на засоленной. Особенно резкое повышение урожая произошло при обработке бором семян, посеянных на засоленной почве. В дальнейшем в работах Школьника (*b*) и Бобко и Агирян с пшеницей обнаруженное нами повышение солеустойчивости под влиянием бора было подтверждено. В опытах 1934 г. не были уточнены сроки замачивания и концентрация борной кислоты. В 1938 г. эти опыты были продолжены в сотрудничестве с Садовской и установлено, что оптимальными концентрациями борной кислоты для замачивания семян являются 0.4% и выше.

В своих опытах мы остановились на 0.4 и 0.7% борной кислоты. Порции семян по 40 штук каждая замачивались в стаканах 200 см³ раствора в течение 48 часов при температуре 25°. Контрольные се-

[1] Хлор определялся по методу Шестакова.

мена замачивались в дестиллированной воде. Для опытов был использован американский хлопчатник сорт № 2017 селекции ЦСС НИХИ.

Замоченные семена 13 июня 1938 г. были высеяны в вагнеровские вегетационные сосуды емкостью 20 кг, заполненные абсолютно сухой почвой, после чего почва увлажнялась испытуемыми растворами до 60% от полной влагоемкости; такая влажность поддерживалась на протяжении всего опыта. На каждые 20 кг абсолютно сухой почвы было дано 6 г азота в форме $(NH_4)_2SO_4$. 9 г P_2O_5 в форме двойного суперфосфата, 1 г калия в форме KCl. Азот был дан в три срока: при набивке сосудов 1 г, в период бутонизации 3 г и в начале цветения 2 г; фосфор был дан в 4 срока: при набивке 3 г, в период бутонизации 2 г, в начале цветения 2 г и в середине цветения 2 г. Калий весь был внесен при набивке сосудов. Опыт проводился как на засоленной почве, так и на незасоленной. Засоление производилось из расчета доведения почвенного раствора до концентрации 0.2*n* по хлору. Каждый вариант повторялся три раза.

Учет наступления главных фаз развития не показал существенных различий. Появление всходов, наступление бутонизации, цветения и начала созревания в разных вариантах опыта было почти одновременное. Наблюдались лишь некоторые различия в росте.

Так, на незасоленной почве растения из семян, замоченных в растворах борной кислоты, вначале росли несколько слабее контрольных. Затем их рост усилился, и растения, семена которых замачивались в 0.4% борной кислоты, к 11 июля даже перегнали контрольные и к концу опыта были в среднем на 5 см выше. На засоленной почве в начале вегетации растения отставали в росте, но 21 июня начали перегонять растения контрольного варианта. Разница к концу опыта достигала 8—10 см.

Таблица 14

	Число коробочек на одно растение	Средний вес одного растения (в г)					
		Вся воздушно-сухая масса	Сырец	Листья	Стебли	Створки	Корни
Незасоленная почва							
Семена замочены в дестил. воде (контроль)	25.5	274.5	111.5	62.7	44.4	28.4	27.5
В % от контроля	100	100	100	100	100	100	100
Семена замочены в борной кислоте (0.4%)	36.5	344.2	139.3	66.3	63.9	52.3	22.4
В % от контроля	143.2	125.4	124.9	105.7	143.9	184.2	83.4
Семена замочены в борной кислоте (0.7%)	29.0	327.1	129.8	78.8	62.4	33.9	23.2
В % от контроля	113.7	119.1	116.5	125.7	140.6	120.1	80.7
Засоленная почва							
Семена замочены в дестил. воде (контроль)	8	72.1	36.0	16.2	8.6	7.2	4.1
В % от контроля	100	100	100	100	100	100	100
Семена замочены в борной кислоте (0.4%)	10	104.4	38.5	25.9	22.1	11.8	6.1
В % от контроля	125	144.8	106.1	159.9	256.1	163.5	148.8
Семена замочены в борной кислоте (0.7%)	16	119.3	52.9	30.2	14.7	15.2	16.3
В % от контроля	200	165.5	147.1	186.4	170.9	211.1	153.7

Намачивание семян в борной кислоте приводит к увеличению общего урожая как воздушно-сухой массы, так и сырца (табл. 14) и притом как на незасоленной, так и на засоленной почве. На незасоленной почве оптимальным оказался 0.4% раствор кислоты, а на засоленной — 0.7% раствор. Увеличение плодоношения растений под влиянием бора отмечалось неоднократно (Eaton; Бобко; Kearney).

Результат опыта говорит о повышении солеустойчивости хлопчатника при намачивании семян перед посевом в растворах борной кислоты, что можно объяснить влиянием бора на восприятие корнями хлоридов.

Это уменьшение поступления хлора для хлопчатника особенно важно в первый период развития. При внесении бора в почву также можно ожидать некоторого повышения солеустойчивости, что отметили Бобко и Школьник (*б*). При этом, однако, надо иметь в виду, что развивающиеся в почве корешки молодого растения не всегда встретят бор, и поэтому эффект будет меньшим.

Приведенные опыты дают основание предполагать возможность применения борирования семян как приема увеличения солеустойчивости и урожайности хлопчатника в производственных условиях. Условия вегетационного опыта резко отличны от полевых, поэтому применению этого приема в производственных условиях должна предшествовать постановка опытов как на засоленных, так и на незасоленных почвах.

Выводы

Изложенные выше исследования солеустойчивости хлопчатника проводились в 1928 и 1929 гг. на Астраханской с.-х. опытной станции в 1934, 1935 и 1936 гг. на Центральной селекционной станции СоюзНИХИ в Ташкенте и в 1938 г. в Ташкентском с.-х. институте.

Опыты показали, что хлопчатник под влиянием засоления приобретает признаки суккулентности, которые выявляются сильнее при более сильном засолении.

Засоление заметно не отражается на времени наступления начала бутонизации и начала цветения.

Сбрасывание бутонов и коробочек в связи с увеличением осмотической концентрации почвенного раствора резко повышается, а урожайность резко падает.

По мере уменьшения урожая в связи с повышением осмотической концентрации почвенного раствора в растении увеличивается содержание солей, причем это увеличение почти прямо пропорционально увеличению степени засоления.

По характеру накопления солей хлопчатник занимает промежуточное положение среди крайних типов Рихтера. У него выражены признаки первого и второго типов Рихтера. Поэтому представления Balls о хлопчатнике, как факультативном галофите, может иметь основание.

Накопление хлора в разных органах хлопчатника и даже в разных частях коробочек различно.

Увеличение сбрасывания бутонов и коробочек при засолении стоит в прямой связи с различием в накоплении солей в бутонах и коробочках, с одной стороны, и в листьях, с другой.

Количество образующихся бутонов и коробочек и размер последних с засолением уменьшается. Солеустойчивость хлопчатника в разных периодах своего развития различна.

При культуре на засоленных почвах важно, чтобы прорастание проходило в отсутствии избыточного количества солей.

Для определения солеустойчивости в период прорастания были испытаны 50 сортов хлопчатника. Из них 37 сортов принадлежали к *Gossypium hirsutum*, восемь *G. herbaceum*, четыре к *G. neglectum* и один к *G. barbadense*.

Большую устойчивость показал египетский хлопчатник *G. barbadense*, сорт № 670; он дал 74% прорастание на 0.4*n* растворе. Азиатские гузы *G. herbaceum* и индийские — *G. neglectum* показали также большую устойчивость. Из восьми испытанных азиатских гуз семь оказались очень устойчивыми. Из четырех индийских гуз одна — № 0856 — оказалась очень устойчивой. Из 37 сортов американского хлопчатника только семь оказались очень устойчивыми, способными прорастать на 0.4*n* растворе.

Солеустойчивые формы азиатских и индийских гуз должны быть использованы в межвидовых гибридизационных работах с американским хлопчатником для получения солеустойчивых и высококачественных по урожаю сортов хлопчатника.

Из сортов американского хлопчатника сорта: Delfus № 01645 и № 02373, Westex № 0204, ультраскороспелые сорта ЦСС СоюзНИХИ № 13791 и № 1365-8-2, 43% cotton (№ 0160) и № 02350 выделяются как наиболее солеустойчивые и, при соответствии качества урожая предъявляемым требованиям, могли бы быть использованы на землях с повышенным содержанием растворимых солей.

Наибольшая чувствительность к солям в период прорастания определяется тем, что прорастающие семена имеют небольшую осмотическую активность.

Во взрослом состоянии хлопчатник может легко переносить засоление почвы в 0.5—1% (на сухое вещество).

Сорта хлопчатника, наиболее солеустойчивые в периоде прорастания, оказываются также наиболее солеустойчивыми и в другие периоды развития.

Солеустойчивые сорта обладают высокой водонасасывающей силой и слабой способностью поглощать соли.

Бор уменьшает поглощение растением солей. При намачивании семян хлопчатника в растворах борной кислоты (0.4—0.7%) его солеустойчивость увеличивается.

Кафедра физиологии растений
Ташкентского с.-х. института

Поступило
26.IX.1940

ЛИТЕРАТУРА

Баславская С. С. Тр. НИУ и ИНСЕКС 130, 38, 1936.
Благовещенский А. В. Дневн. Всес. съезда ботаников, 1928.
Бобко Е. В. Соц. реконстр. и наука, 1935.
Бобко Е. В. и Агирян А. А. Почвовед., 30, № 4, 1939.
„Борьба за урожай хлопчатника". Постан. Сессии ВАСХНИЛ 25/II—3/III 1936 г., Тр. ВАСХНИЛ, вып. 26, ч. I, 1936.
Буткевич В. С. и Марцашвили Л. В. ДАН, 22, № 3, 1939.
Дворецкая Е. И. Ж. оп. агрон. Ю.-В., 9, 6, 1928.
Иванов Н. Н. Методы физиологии и биохимии растений, Л., 1930.
Келлер Б. А. (*a*) Вест. оп. дела Ср.-черноозем. обл., 1—2, 1921; (*b*) Итоги работ с.-х. оп. учреждений Ср.-черноозем. обл., отд. II, вып. 128, 1929; (*c*) Тр. пр. бот., ген. и сел., 1932.
Малыгин В. С. Тр. Совещ. зав. сем. хозяйствами Гл. хлопк. комитета в Ср. Азии, 3—10 сент. 1927.
Новиков В. А. (*a*) Ж. оп. агрон. Ю.-В., 9, 2. 1931; (*b*) Крат. содерж. и направ. исслед. работ ЦСС СоюзНИХИ, Ташкент, 1936; (*c*) Тр. Васхнил, вып. 43, 1936.

Новиков В. А. и Садовская Р. О. ДАН, 23, № 3, 1939.
Рихтер А. А., Ж. оп. агрон. Ю.-В., 3, вып. 2, 1927.
Рогальский Б. Б. Голодностеп. оп. станция, вып. 1, 1924.
Рыженкова М. Т. Химиз. соц. землед., 8, 47, 1932.
Сб. по борьбе с засолением почв, Сельхозгиз, 1934.
Селаври А. К и Ранцаи В. А. Тр Комиссии по ирригации, АН СССР, № 8, 1936.
Сергеев Л. И. (*а*) ДАН, 1, № 7—8, 1935; (*б*) Тр. Комиссии по ирригации, АН, СССР, № 8, 1936; Соколов А. В., Ахромейко А. И. и Панфилов В. Н. Вегетационный ме од, Сельхозгиз, 1938.
Цивинский В. И (*а*) К изуч-нию морфол. и физиол. корн. систем хлопчатника, Ташкент, 1933; (*б*) ДАН, 1, № 9, 1935.
Шардаков В. С. (*а*) Изв. Биол. ин-та при Перм. гос. ун-те, 6, вып. 4, 193, 1928; (*б*) ДАН, 18, № 8, 1937.
Шестаков А. Г. и Качаев А. Г. ДАН, 17, № 1, 1937.
Шестаков А. Г. и Сывороткин Г. С. Сб. „Из результ. вегетац. опытов и лабор. работ", XVI, 1935.
Школьник М. (*а*) ДАН, 1. № 3, 1934; (*б*) Сов. ботаника, 6—7, 218, 1939.
Balls W. L. (*а*) The cotton plant in Egypt. Studies in physiology and genetics, 1912; (*б*) Proc. Camb. Phil. Soc., 1917.
Blanchard E. Rev. Bot. Appliqué. d'Agric. Trop., 1933.
Eaton E. M. Soil Sci., 34, № 4, 1932.
Fitting H. Ztschr. Bot., 3, 209, 1911.
Flowers S. Bot. Gaz., 95, 353, 1934.
Halket. Ann. of Bot., 29, 143, 1915.
Harris J. A. J. Agr. Res., 38,. 109. 1929.
Harris F. S. and Pittman D. W. Relative resisiance of various crops to alkali, 1917—1918.
Harris F. S., Thomas M. D. and Pittman D. W. (Реферат) Ж. оп. агрон., 23, кн. 1, 1935.
Kearney T. H. J. Agr. Res., 38, 381, 929.
Killian C. H. Ann Physiol. et Physico-Chem. Biol., 7, 419, 1931.
Lukaszewicz J. Bull. Internation. d. Acad. Polonaise des sciences et des lettres, Ser. B., № 7b, Cracovie, 1926.
Marleth R. Ber. Bot. Gesellsch., 5, H. 8, 319, 1887.
McKay S. Plant Physiol., 10, № 3, 425, 1935.
Ruhland 2. Jahrb. wiss. Bot., 55, 1915.
Schtscherbach J., Ber. d. d. Bot. Ges., 28, H. 2, 39, 1910.
Sergejev L. J. und Lebedev A. M. Planta, 25, 84, 1936.
Volkens G. Ber. Bot. Gesel. 2,, 1884.
Yapp R. H. Ann. Bot., 26, 815, 1912.
Zellner J. Sitzungsber. Akad. Wiss., Mat. Ll. 3, Abt. 135, 585, 1926.

V. A. NOVIKOV. INVESTIGATIONS ON THE SALT RESISTANCE OF COTTON

Summary

Our investigations on the salt resistance of cotton were made at the Astrakhan Agricultural Experiment Station (in 1928—29), at the Central Plant-Breeding Station (of the All-Union Scientific-Research Chemical institute) at Tashkent (in 1934—1936), and at the Tashkent Agricultural institute (in 1938).

Cotton plants grown on saline soil become more succulent, this quality being the more marked the more saline is the soil. Salinity of the soil does not perceptibly affect the time of beginning of budding and flowering.

An increase in the osmotic concentration of the soil solution results in a marked increase of the dropping off of buds and bolls. The yield of separate organs, of cotton fiber, and of the entire vegetative mass is much greater when the soil is saline.

As the yield decreases in connection with an increase in the osmotic concentration of the soil solution, the content of salts in the plants

grows. This growth in salt content is almost directly proportional to the increase in degree of salinity.

As regards the mode of salt accumulation, the cotton plant occupies an intermediate position between Richter's extreme types. It reveals characters of Richter's first and second types. Hence, the viewpoint of Balls that cotton is a facultative halophyte may have some reason.

The accumulation of chlorine differs greatly in different organs. Even in different parts of the same boll the accumulation of chlorine varies. The increase in the dropping off of buds and bolls, when the soil is saline, is directly connected with the difference in the accumulation of salts in the buds and bolls, on the one hand, and in the leaves, on the other.

The number of buds and bolls formed and the size of the latter decrease with salinity. The salt resistance of cotton differs at different stages of its development. When cotton is grown on saline soils, it is important that there should not be an excess amount of salts at the time the seeds are germinating.

In order to determine the salt resistance of cotton during germination, fifty varieties of cotton were tested as to their ability to germinate in concentrated solutions. Of these 37 varieties belonged to *Gossypium hirsutum*, 8 to *G. herbaceum*, 4 to *G. neglectum*, and 1 to *G. barbadense* (Egyptian cotton). The last-mentioned (variety No. 670) showed exceptional salt resistance, giving 74 per cent germination in an 0.4 *n* solution. Asiatic (*G. herbaceum*) and Indian (*G. neglectum*) cottons also showed high resistance. Of the eight Asiatic cottons tested seven proved to be very resistant; of the four Indian cottons one (No. 0856) was also very resistant. Of the thirty-seven varieties of American cotton only seven proved very resistant, *i. e.*, able to germinate in a 0.4 *n* solution.

Salt-resistant forms of Asiatic and Indian cottons should be utilized in interspecific hybridization work with American cotton for obtaining high-yielding and salt-resistant varieties. This work should be accompanied, without fail, by an analysis of the hybrids as regards their salt resistance.

Of varieties of American cotton the following have been selected as being the most salt-resistant. Delfus No. 01645 and No. 02373, Westex No. 0204, extra early varieties of the Central Plant-Breeding Station (of the All-Union Sci.-Res. Chem. Inst.) No. 13791 and No. 1365.8.2. 43% cotton No. 0160 and No. 02350. In case the quality of their fiber proves to meet the requirements, these varieties could be used on lands with a high content of soluble salts.

The fact that cotton is most sensitive to salts during the period of germination is due to the fact that the germinating seeds have a low osmotic activity.

When mature, cotton can readily withstand salinity of the soil to as much as 0.5—1.0 per cent of the dry constituents of the soil. Cotton varieties that are most salt-resistant as regards germination in concentrated salt solutions prove also to be the most salt-resistant during the other stages of development.

Salt-resistant varieties possess a high suction force and a low ability to absorb salts.

Boric acid lowers the absorption of salts by the plants. By moistening cotton seeds in a boric-acid solution (0.4—0.7%) their salt resistance is increased.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 6, 1943 Classe des sciences biologiques

М. П. АИЗУПЕТ

ИССЛЕДОВАНИЕ РЕГЕНЕРАЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ РАЗВИВАЮЩИХСЯ КОСТЕЙ

(*Представлено академиком И. И. Шмальгаузеном*)

Современная биология накопила достаточно данных, позволяющих сопоставить регенерационную способность животных с их филоонтогенезом. Общеизвестно, что у представителей различных групп животных наблюдается падение регенерационной способности по мере усложнения их организма в ходе эволюции и что на ранних стадиях индивидуального развития регенерационная способность животных в общем больше, чем на более поздних.

Мы поставили себе задачей исследовать гистологически проявление регенерационной динамики костной и хрящевой ткани у представителей различных групп позвоночных животных. Знание гистогенеза регенерационных процессов, происходящих в костной и хрящевой тканях, может иметь некоторое значение для хирургической практики при ауто- и гетеропластических пересадках костей и при сращивании переломов, а также для понимания некоторых врожденных и отчасти приобретенных уродств.

Общие морфологические закономерности заживления переломов костей более или менее тщательно изучены и описаны врачами-хирургами, но вопрос о гистогенезе тканей при регенерации кости до сих пор является спорным. Часть исследователей, изучающих эту проблему, категорически отрицает возможность метаплазии при оссификации хрящевой мозоли (Lexer, Rohde, Asada, Koch, Wurmbach, Dietrich и др.); другие, наоборот, утверждают, что кость на месте перелома развивается метапластически (Bier и его школа, Tujinami и др.). Кроме того, необходимо отметить, что все исследователи гистогенеза регенерирующей кости изучали этот процесс на взрослых животных. Образование хряща и кости в патологических условиях на ранних стадиях развития животных не изучено, в частности, совсем не исследованы процессы гистогенеза регенерирующего хряща и кости у эмбрионов млекопитающих. Исследуя с морфогенетической точки зрения регенерационные способности ампутированных конечностей у эмбрионов кроликов, мы убедились, что эмбрионы кроликов, подвергнутые операции в периоде до 20-го дня беременности, имеют некоторую способность восстанавливать ампутированные части скелета конечностей. Это говорит, между прочим, о том, что на ранних стадиях развития млекопитающих процессы регенерации хряща и кости могут протекать иначе, чем у взрослых животных. Настоящее исследование и является продолжением упомянутых работ, но с учетом гистогенеза клеточного материала.

Материал и методика

На первом этапе нашей работы объектом исследования служили tibiae эмбрионов крыс и новорожденных крысят. Эмбрионы крыс оперировались на 18—20-й день беременности самки. В этом периоде развития у них имеется уже небольшая костная манжетка вокруг хрящевой болванки tibiae и начинают проявляться процессы эндохондральной оссификации ее. Операции производились внутриутробно в асептических условиях. После вскрытия брюшной полости самки на поверхность разреза извлекался один рог матки. В том месте зародышевой камеры, где кровеносных сосудов меньше, ближе к заднему концу зародыша делался небольшой надрез стенки матки, желточного мешка и амниона. Очень легким надавливанием с боков на зародышевую камеру эмбрион приподнимался так, чтобы берцовая кость его была против надреза в матке. Тонким, очень острым скальпелем разрезалась tibia. Иногда кожу на месте надреза зашивали, но часто, если разрез был небольшой, оставляли рану открытой. Околоплодные оболочки не зашивались. Разрез матки зашивался тонким шелком. Обычно операции подвергались 2—3 зародыша одной и той же самки.

Через 1, 2, 3, 4, 5 и т. д. дней после операции вторично вскрывалась матка, извлекались из нее эмбрионы и оперированные tibiae последних фиксировались. Tibiae некоторых оперированных зародышей фиксировались и после рождения.

Во второй серии наших опытов, т. е. у новорожденных крысят, tibiae разрезались поперечно тонким скальпелем приблизительно посередине. Операция проводилась асептически. Кожа на оперированную конечность не накладывалась. Оперированные tibiae новорожденных крысят фиксировались через каждый день в течение месяца.

В качестве фиксатора употреблялась жидкость Ценкера + формол. Срезы из подопытного материала окрашивались различно, но больше всего азаном и по методу Маллори.

Собственные наблюдения

I серия опытов

Как уже было сказано, первая серия опытов была проведена на эмбрионах крыс. На изученных нами гистологических препаратах мы убедились, что разрезанный периост tibiae у эмбрионов крыс регенерирует очень быстро. На другой же день после операции он оказывается совсем сросшимся. Во внутреннем, т. е. камбиальном, его слое происходит размножение клеток. Вначале эти молодые клетки имеют веретенообразную форму и лежат, очень плотно прилегая друг к другу, так что между ними нельзя различить границы. В дальнейшем постепенно они увеличиваются, округляются и между ними появляется много основного вещества, в котором можно проследить, как ослабевает окраска коллагеновых волокон (рис. 1), и периост образует типичную хондроидную ткань. Последняя, в свою очередь, претерпевает существенные изменения, ведущие к тому, что плохо окрашивающиеся коллагеновые волокна ее основного вещества постепенно делаются совсем невидимыми, а клетки, еще более округляясь, превращаются в хрящевые клетки (рис. 1).

Рис. 1. Часть мозоли перерезанной tibiae у эмбриона крысы на третий день после операции. *C*—хрящ; *Ch*—хондроидная ткань; *P*—периост

Таким образом, у эмбрионов крыс при фрактуре tibiae клетки камбиального слоя периоста, проделывая определенный метаморфоз, превращаются в клетки хряща.

Размножение клеток периоста и образование хрящевой мозоли у эмбрионов крыс, так же как у различных видов взрослых животных, начинается не на месте перелома или разреза кости, а несколько отступя от него в сторону эпифизов. В дальнейшем хрящевая мозоль начинает разрастаться в сторону перелома и, наконец, срастается с мозолью противоположного фрагмента, в результате чего и образуется общая хрящевая мозоль. Параллельно с ростом и развитием хрящевой мозоли происходят процессы оссификации в более старых ее частях, которые протекают следующим образом: на 3-й день после операции, а иногда в конце 2-го дня видно, что отдельные группы клеток хряща, прилегающие непосредственно к периостальной кости фрагмента, сильно изменяются. Эти клетки и их ядра принимают продолговатую форму и приобретают вид типичных остеобластов. В основном веществе между этими клетками выявляются коллагеновые волокна, и поэтому оно начинает окрашиваться по Маллори в яркоголубой цвет (рис. 2). При дальнейшем метаморфозе

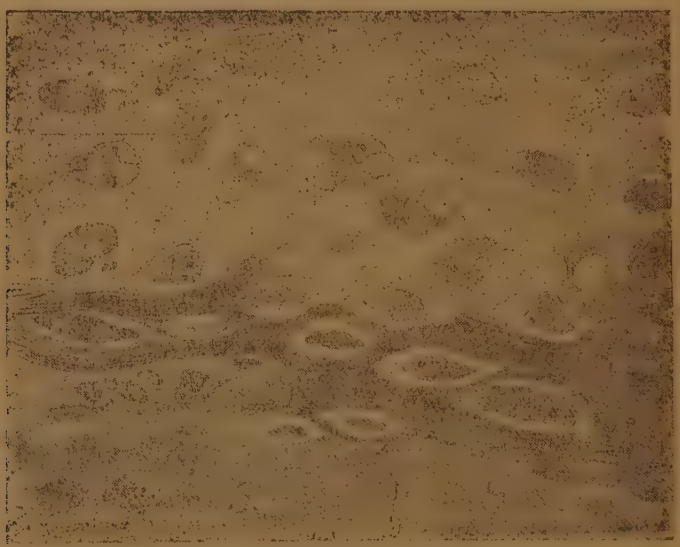

Рис. 2. Начало оссификации хрящевой мозоли у эмбриона крыс. *C*—основное вещество хряща; *CC*—хрящевая клетка; *O*—остеоидная ткань; *Osp*—перехондральная кость фрагмента

эти клетки приобретают звездчатую форму, т. е. превращаются в типичные костные клетки. Вокруг них мы находим уже вполне оформленное основное вещество кости, которое отличается от основного вещества хряща как своей структурой, так и окраской.

Итак, на наших препаратах мы совершенно определенно устанавливаем, что у эмбрионов крыс при заживлении перерезанной tibiae хрящевая мозоль замещается тканью, состоящей из типичных костных клеток. Мы имеем основание утверждать, что клетки и основное вещество хряща участвуют в этом процессе.

Вопрос о происхождении основного вещества кости является до сих пор спорным. Некоторые исследователи (Waldeyer, Hartmann, Lubosch, Pommer и др.) считают, что при развитии кости часть остеобластов превращается в основное вещество. Ясвойн и Заварзин

описывают превращение эктоплазмы остеобластов в основное вещество кости. Weidenreich и Nageotte утверждают, что остеобласты выделяют фермент, который, действуя на тканевую жидкость, превращает ее в основное вещество кости. К этим воззрениям близки взгляды Румянцева, который допускает, что основное вещество возникает очень рано и испытывает ряд собственных онтогенетических превращений, причем можно наметить три характерные последовательные стадии: соединительная ткань, хрящ, кость.

Рис. 3. Мозоль перерезанной tibiae у эмбриона крысы на 5-й день после операции. *C*—хрящ; *OS*—костная мозоль

Наши исследования гистогенеза регенерирующей кости у эмбрионов крыс подтверждают взгляды Румянцева, ибо при образовании кости мы устанавливаем не дегенерацию основного вещества хряща,

Рис. 4. Часть мозоли tibiae у эмбриона крысы на 5-й день после операции. *C*—хрящ; *Os*—костная мозоль. *Osp*—перихондральная кость фрагмента

а его метаморфоз, выражающийся в следующем. Во-первых, происходит выявление коллагеновых волокон, сопровождающееся, повиди-

мому, некоторым разжижением, отчего и меняется форма клеток. Во-вторых, наблюдается последующее уплотнение фибриллярных структур с кальцификацией их. Не решая вопроса о биохимических изменениях в этом процессе перехода основного вещества хряща в кость, мы остановимся только на морфогенетической стороне этого процесса.

Можно видеть, что окостенение хрящевой мозоли у эмбрионов крыс всегда начинается в тех ее участках, которые по времени образовались раньше и которые прилегают непосредственно к кости. Это явление говорит за то, что остеогенные процессы в хряще находятся в какой-то зависимости от костной ткани. По всей вероятности, причиной этой зависимости являются гуморальные факторы. Студитский описывает воздействие костеобразовательных процессов на дифференцировку хряща в опытах хориоаллантоисных пересадок. В частности, он устанавливает, что в присутствии кости усиливается кальцификация хряща. На наших препаратах видно, что группа хрящевых клеток, смежных с костью, и окружающее их основное вещество, превращаясь в костную ткань, создают как бы очаги окостенения мозоли. От этих очагов процессы оссификации постепенно распространяются по всей мозоли. На 5-й день после операции большая часть мозоли уже имеет строение губчатой кости (рис. 3, 4). В тех случаях, когда фрагменты перерезанной tibiae у эмбриона не сдвинуты, а сохраняют свое нормальное положение один по отношению к другому, через 5 дней после операции уже заканчивается окостенение мозоли и наблюдается перестройка образовавшейся губчатой кости (рис. 5).

Рис. 5. Центральная часть костной мозоли tibiae у эмбриона крысы на 5-й день после операции

Итак, у эмбрионов крыс на месте разреза tibiae образуется периостальная хрящевая мозоль. Оссификация мозоли происходит путем превращения клеток и основного вещества хряща в костную ткань.

II серия опытов

Во второй серии опытов объектом нашего исследования служили новорожденные крысята. Мы старались проследить гистогенез костной ткани при срастании фрагментов перерезанной tibiae. На препаратах можно видеть, что у новорожденных крысят процессы образования хрящевой мозоли на месте перелома tibiae и оссификация этой мозоли протекают гораздо медленнее, чем у эмбрионов, как это и можно было ожидать. В первые 2 дня после операции происходит

очень интенсивное размножение камбиального слоя периоста. Вообще процессы регенерации протекают следующим образом. Через 24 часа после операции комбиальный слой периоста состоит из продолговатых клеток с веретенообразными ялрами. Клетки лежат очень близко друг к другу, и границы между ними неразличимы. Через 30 часов после перерезки кости во внутренней (прилегающей к кости) части камбиального слоя периоста начинают становиться заметными увеличенные в размерах протоплазматические тела клеток. Эти клетки постепенно принимают округлую форму. Между клетками находится основное вещество, богатое коллагеновыми волокнами. Здесь так же, как это имело место у эмбрионов, мы видим превращение клеток периоста в хондроидную ткань.

На 3-й день после операции в интенсивно развивающейся мозоли уже имеются небольшие участки хряща. На наших препаратах можно установить, как хондроидная ткань превращается в хрящ. У новорожденных крысят этот процесс происходит так же, как у эмбрионов, т.е. клетки хондроидной ткани еще более округляются и увеличиваются, ядра их принимают округлую форму, вокруг клеток образуются типичные хрящевые капсулы и в основном веществе исчезают коллагеновые волокна (рис. 6).

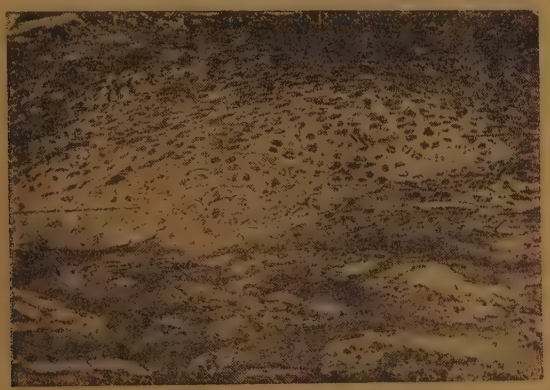

Рис. 6. Образование костной мозоли у новорожденного крысенка. *C*—хрящ; *Ch*—хондроидная ткань; (*O*)—остеоидная ткань; *P*—периост

На 5-й день после операции вокруг концов перерезанной tibiae имеется уже мощная мозоль. Большая часть мозоли состоит из гиалинового хряща, но в середине ее, главным образом между концами фрагментов, имеются еще и участки охрящевающей ткани.

Оссификация хрящевой мозоли у новорожденных крысят начинается приблизительно через 3 дня после операции в тех местах, где хрящ раньше образовался по времени, и распространяется по ткани мозоли к ее центральной части. Начало этого процесса протекает так же, как у эмбрионов: некоторые клетки хряща, прилегающие к периостальной кости фрагмента, постепенно изменяясь, принимают форму остеобластов, а в основном веществе появляются коллагеновые волокна. В результате всех этих изменений образуется из хряща остеоидная ткань, которая, воспринимая соли кальция, быстро превращается в кость. В дальнейшем таким же образом все новые и новые группы хрящевых клеток и основного вещества превращаются в кость.

Таким образом, на наших препаратах можно установить, что в первые дни оссификации хрящевой мозоли у новорожденных крысят происходит превращение хряща в кость; при этом не наблюдается никаких регрессивных изменений хряща (рис. 7, 8). Но приблизительно на 9-й день после операции в некоторых участках мозоли, главным образом в центральной ее части, параллельно с метаморфозом хряща происходит его дегенерация (рис. 9). На препаратах в таких участках видна масса пузырчатых клеток. Строение их пикнотических ядер, сжатие протоплазмы, — все это указывает на дегенерацию клеток. Однако между ними встречаются и клетки нормальные. Развертывающиеся процессы разрушения основного вещества освобождают заключенные в капсулы хрящевые клетки.

Судьбой этих освободившихся клеток интересовались многие исследователи. Большинство авторов, придерживающихся той точки зрения, что кость образуется исключительно неопластически, допу-

Рис. 7. Превращение хряща в остеоидную ткань. *С*—хрящ; *О*—остеоидная ткань

скает, что при дегенерации хряща все его клетки погибают. Однако некоторые утверждают, что после разрушения капсул основного вещества хряща хрящевые клетки сохраняют жизнеспособность. Так, Retterer описывает при оссификации длинных костей эмбриона лошади превращение хрящевых клеток в остеобласты и клетки костного мозга. Максимов предполагает, что некоторые хрящевые клетки, освободившиеся из капсул в начале деструкции основного вещества, могут остаться живыми, могут даже размножаться и превращаться опять в обычные эмбриональные клетки соединительной ткани. По мнению Максимова, часть этих клеток превращается в остеобласты. Данчакова тоже указывает, что в эмбриональном скелете птиц хрящевые клетки, освободившиеся от капсул, могут размножаться. Ziba, исследуя развитие костного скелета у эмбрионов человека и у ново-

рожденных детей, наблюдал, наряду с неопластическими процессами, образование эндохондральной кости и метаплазию хряща в кость. Дейнека, применяя методику импрегнации азотнокислым серебром, установил, что при процессах эндохондрального окостенения не все клетки хряща гибнут. По его наблюдениям, у некоторых хрящевых клеток появляются такие же отростки, как у остеобластов при превращении последних в костные клетки. В дальнейшем такие хрящевые клетки принимают звездчатую форму, т. е. приобретают характер

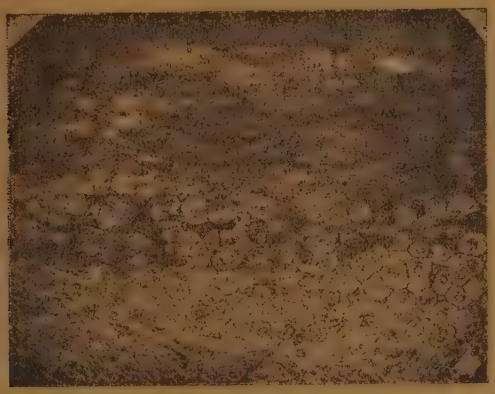

Рис. 8. Превращение хряща (*C*) в остеоидную ткань (*O*) и последней в кость (*Os*)

молодой костной клетки. Tell подчеркивает, что в культурах in vitro и при заживлении переломов кости хрящевые клетки могут превращаться в клетки кости. Студитский на основании опытов по исследованию превращения при пересадках хрящевых клеток на хориоаллантоис тоже установил, что освобождающиеся из капсул хрящевые клетки вполне нормальны и способны к митотическому делению и что наличие костеобразовательного процесса вызывает превращение хрящевых клеток в клетки кости.

Наш экспериментальный материал по гистогенезу регенерирующей tibiae у эмбрионов крыс и новорожденных крысят тоже говорит за то, что при оссификации хрящевой мозоли, образующейся на месте перерезки кости, клетки хряща сохраняют жизнеспособность и могут превращаться в клетки кости. В начале своего превращения эти клетки имеют вид типичных остеобластов, подробно описанных Gegenbaur и др.

Следовательно, у новорожденных крысят окостенение хрящевой мозоли на месте перерезки tibiae происходит путем непосредственного превращения хряща в кость, а также в результате так называемых процессов эндохондрального окостенения. Процессы оссификации у новорожденных крысят протекают гораздо медленнее, чем у эмбрионов, и заканчиваются только на 15—21-й день после операции. Скорость образования хрящевой мозоли, а также скорость ее оссификации зависят от положения фрагментов после перерезки кости. Чем сильнее нарушено нормальное положение фрагментов, тем мощнее развита мозоль и тем медленнее идет ее оссификация.

Последний вопрос, на котором необходимо остановиться, — это метаплазия. Выше мы указали, что при регенерации кости у эмбрионов крыс и у новорожденных крысят хрящевые клетки превращаются

в клетки кости. Возникает вопрос, имели ли мы в данном случае дело с явлениями метаплазии, т. е. наблюдались ли здесь потеря клеткой хряща специфической структуры и приобретение ею новых морфологических и физиологических качеств. Не останавливаясь в данной работе на вопросе о сущности и возможности явлений метаплазии, укажем, что превращение хрящевых клеток в клетки кости при регенерации перелома кости на ранних стадиях развития крыс не имеет ничего общего с понятием метаплазии. Как выше было нами указано, исследованные хрящевые клетки мозоли развились из клеток периоста путем постепенного, непосредственного превращения

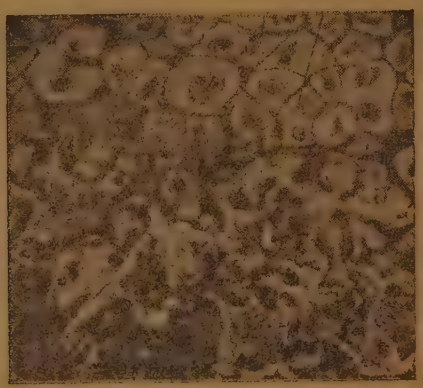

Рис. 9. Дегенерация участка хрящевой мозоли новорожденного крысенка и образование эндохондральной кости. *C*—дегенерирующий хрящ; *Os*—эндохондральная кость

последних. Из имеющихся литературных данных, а также из наших исследований ясно, что клетки периоста, несмотря на морфологическую организованность, сохранили свою бипотентность, т. е. из них в зависимости от условий могут развиваться клетки хряща и клетки кости. Хрящевые клетки на той стадии развития, на которой мы их исследовали, проявляют все признаки жизнеспособности, в частности, они способны еще размножаться путем митотического деления. Известно, что клетка, не потерявшая в результате дифференцировки способности делиться, может еще развиваться и превращаться без всякой дедифференцировки. В данном конкретном случае способные к развитию хрящевые клетки, повидимому, в результате происходящих в мозоли костеобразовательных процессов, приобретают возможность проявлять свою бипотентность (Студитский) и превращаться в другой вид остеогенной ткани — в костную ткань.

Выводы

1. У эмбрионов крыс на месте перерезки tibiae образуется периостальная хрящевая мозоль за счет клеток камбиального слоя периоста. Оссификация мозоли происходит путем метаморфоза хряща в кость.

2. Заживление перерезанной tibiae у эмбрионов крыс происходит очень быстро. На 5—6-й день после операции вокруг концов фрагментов и между ними имеется уже костная мозоль.

3. У новорожденных крысят образуется хрящевая мозоль на месте разреза tibiae тоже за счет быстро размножающихся клеток камбиального слоя периоста.

4. Окостенение хрящевой мозоли у новорожденных крысят происходит двояко. В первые 3—4 дня после начала оссификации наблюдается исключительно только метаморфоз хряща в кость, но приблизительно на 9-й день после операции в некоторых местах мозоли, кроме того, происходит дегенерация основного вещества хряща и образование вокруг некоторых клеток, освободившихся из хрящевых капсул, нового основного вещества кости и превращение этих клеток в костные клетки.

5. Окостенение хрящевой мозоли у новорожденных крысят заканчивается только на 15—21-й день после операции, в зависимости от величины мозоли.

Лаборатория гистогенеза (зав. — проф. А. В. Румянцев) Института эволюционной морфологии (директор—акад. И. И. Шмальгаузен) Академии Наук СССР

Поступило 21. IX. 1941

ЛИТЕРАТУРА

Айзупет М. П. Биолог. журн., IV, 2, 1935; VI, № 4, 1937; ДАН, XX, № 6, 1938.
Заварзин А. Курс гистологии и микроскопической анатомии, 1939.
Румянцев А. В. и Березкина Л. Ф. Арх. анат., гистол. и эмбриол., XVIII, 1937,
Студитский А. Н. Изв. АН СССР, 1934.
Ясвойн Г. Арх. биол. наук, 37, 1935.
Asada T. Arch. klin. Chir., 147, 1927.
Bier A. Arch. klin. Chir., 127, 1923.
Dantschakoff Wera. Arch. mikr. Anat., 74, 1909.
Deineka D. Anat. Anz., 46, 1924.
Dietrich H. Arch. klin. Chir., 141, 1926.
Fell M. Arch. exper. Zellforsch., 7, 1928; Proc. Roy. Soc., V, 1933.
Fujinami A. Beitr. allg. Pathol. u. pathol. Anat., 29, 1901.
Gegenbaur. Jenaische Ztschr., 3, 186.
Hartmann H. Arch. mikr. Anat., 76, 1910.
Lubosch W. Morphol. Jahrb., 53, 1923; Ztschr. anat. Forsch., 12, 1928.
Maximov A. Beitr. allg. Pathol. u. pathol. Anat., 41, 1907; Arch. mikr. Anat., 78, 1910.
Nageott J. C. r. Acad. Sc., 169, 1919.
Pommer G. Ztschr. ges. Anat., 75, 1925.
Retterer E. C. r. Soc. biol., 44, 13, 1908.
Rohde C. Arch. klin. Chir., 123, 1923.
Waldeyer. Arch. mikr. Anat., I, 1865.
Weidenreich F. Ztschr. ges. Anat., 69, 1923; Hand. mikrosc. Anat. d. Menschen, II/2, 1930.
Wurmbach H. Ztschr. wiss. Zool., 129, 1927; 132, 1928.
Ziba Sh. Ztschr. Morph. u. Anthrop., 13, 1910.

M. P. AISUPIET. INVESTIGATION ON THE REGENERATION PROCESSES IN DEVELOPING BONES

Summary

1. When the tibia of rat embryos is crosscut a periostal cartilaginous callosity is formed at the expense of the cells of the cambial layer of the periost.

Ossification of the callosity occurs through metamorphosis of the callosity into a bone.

2. Healing of the crosscut tibia in rat embryos occurs at a considerable rate. Beginning with the 5th and 6th days after the operation an osseous callosity is already formed between and around the ends of the ragments.

3. Newborn rats also exhibit the formation of a cartilaginous callosity on the crosscut tibia. This callosity is also caused by the rapidly developping cells of the cambial layer of the periost.

4. Ossification of the cartilaginous callosity in newborn rats occurs in two ways. During the first 3—4 days after beginning of ossification only metamorphosis of the cartilage into bone is observed. On about the 9th day after the operation there occurs in some places of the callosity degeneration of the cartilage matrix, the formation of new osseous matrix around some of the cells liberated from the cartilaginous capsules and the ossification of these cells.

5. Ossification of the cartilaginous callosity in newborn rats is accomplished only from 15 to 21 days after the operation and depends on the size of the callosity.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 6, 1943 Classe des sciences biologiques

М. С. ГИЛЯРОВ и Ф. Н. ПРАВДИН

ЭКОЛОГИЯ ОПЫЛЕНИЯ КОК-САГЫЗА[1]

(*Представлено академиком А. А. Рихтером*)

Характер опыления кок-сагыза

В то время как большинству видов одуванчиков (род Taraxacum по Handel Mazetti) свойственно самоопыление (соматический партеногенез), кок-сагыз (Taraxacum kok-saghyz Rod.), как показало исследование, проведенное в 1934 г. Поддубной-Арнольди и Дианową, — растение преимущественно перекрестно-опыляющееся: при опылении рылец пыльцой из той же корзинки или из других корзинок того же растения пыльца прорастает слабо и семена завязываются очень редко; при опылении же рылец пыльцой с других, особенно удаленно растущих, растений, пыльца прекрасно прорастает и завязывание наблюдается в 100% случаев.

Исследования В. В. Щегловой, проведенные в том же году, подтвердили, что у кок-сагыза нормальное половое размножение.

Однако в опытах Щегловой с опылением кастрированных цветов в известном проценте (14,1%) случаев происходило завязывание семян и при опылении корзинок пыльцой с других корзинок одного и того же растения.

По нашим наблюдениям в 1934 г. на Устимовской опытной станции, в некоторых корзинках, изолированных на ранних фазах бутонизации пергаментными изоляторами, образовалось небольшое количество семян (по 1—3 в корзинке). Во всех таких случаях оказалось, что до надевания изолятора в бутоны были отложены яйца мухами Ensina sonchi L. и опылению способствовало, повидимому, движение личинки, развившейся внутри корзинки (Гиляров и Лукьянович).

Нередко наблюдаются случаи скрещивания кок-сагыза с другими видами перекрестно-опыляющихся одуванчиков (чаще всего T. multiscaposum).

Как и большинство перекрестно-опыляющихся сложноцветных, кок-сагыз — энтомофильное растение.

Еще работами, проведенными в 1932 г. на естественных зарослях кок-сагыза экспедицией С. Ю. Липшица, было установлено отсутствие ветроопыления у кок-сагыза.

Опыление кок-сагыза на естественных зарослях

Исследуя вопрос об участии насекомых в опылении кок-сагыза на зарослях, Погодина пришла к выводу, что кок-сагыз не посещается обычными опылителями. По мнению Погодиной, успех опыления

[1] В работах принимали участие студент ВКПЗИФ Г. П. Моисеева и лаборант В. З. Мельникова.

кок-сагыза зависит от случайных посещений цветущих корзинок трипсами и жуками из семейства Phalacridae, насекомыми, являющимися в то же время вредителями корзинок.

Позднейшие наши исследования показали ошибочность и несостоятельность выводов Погодиной.

Детальные наблюдения в 1936 г. в Сарджасской долине (Семиречье) показали, что, при кажущейся малой посещаемости кок-сагыза пчелами, корзинки в период цветения, если оно протекает в благоприятных условиях погоды, посещаются такими безусловными опылителями, как пчелы рода Halictus. Из 23 корзинок, находившихся под наблюдением, все были посещены галиктами, обножка которых состояла преимущественно из пыльцы кок-сагыза. Каждая корзинка была посещена от 1 до 9 раз. Галикты посещают корзинки кок-сагыза на зарослях преимущественно на второй — третий день их цветения, когда у большинства цветков пыльца выходит из пыльниковых трубок на поверхность; в первый день цветения посещаемость кок-сагыза пчелами меньше.

Иногда корзинки кок-сагыза на зарослях посещались шмелями (Bombus), игравшими значительно меньшую роль в процессах опыления. Шмели с кок-сагыза не берут обножки, посещая его исключительно ради нектара. Из других наиболее постоянных опылителей кок-сагыза на естественных зарослях были отмечены муравьи рода Formica, мухи-сирфиды (Volucella, Tubifera, Sphaerophoria), Paroxyna Sp., Phorbia Sp.

Роль муравьев и мух в процессе опыления меньше, чем роль галиктов, так как при посещениях корзинок, даже более длительных (муравьи находятся на одной корзинке иногда до 20 минут, а мухи Paroxyna absinthii — до 30 минут), эти насекомые посещают лишь небольшую часть цветков в корзинке.

Однако роль и этих насекомых в опылении кок-сагыза может иметь некоторое значение. Мухи рода Phorbia на зарослях являются постоянными посетителями цветущих корзинок кок-сагыза, мухи Paroxyna absinthii F. (в личиночной стадии, возможно, вредящие семенам в созревающих корзинках кок-сагыза) переносят на себе до 100 зерен пыльцы кок-сагыза, Sphaerophoria и Tubifera — до 500, а Volucella — до 1000. Шмели (Bombus) также несут на себе до 1000 пыльцевых зерен.

Суммарная работа галиктов и других опылителей на корзинках кок-сагыза в условиях естественных его зарослей обеспечивает перекрестное опыление. Трипсы же и жуки из семейства Phalacridae в процессе опыления кок-сагыза играют лишь самую незначительную роль, так как переносят крайне незначительное количество зерен пыльцы и, кроме того, подолгу остаются на одной и той же корзинке.

Цветение кок-сагыза в культуре

Широкое введение кок-сагыза в культуру, рост его посевных площадей и необходимость проведения постоянной замены исходного посевного материала материалом, улучшенным в процессе селекционной работы, потребовали организации семеноводства этой культуры. Вопросы повышения урожайности семян в семеноводческих хозяйствах приобрели исключительное значение.

Так как обеспеченность опылителями имеет иногда решающее значение для получения урожая семян перекрестно-опыляющихся растений, необходимо было выяснить комплекс посетителей цветущих

корзинок кок-сагыза в плантационных условиях, обеспеченность кок-сагыза опылителями и возможности опыления кок-сагыза домашней пчелой.

Такая работа была проведена в 1938 г. в каучуксовхозе № 17 (Курская область) и на Михневском опытном поле Института каучуконосов (Московская область).

Время зацветания кок-сагыза на плантациях зависит от возраста растений.

Кок-сагыз первого года вегетации зацветает в середине лета и цветет до глубокой осени, до заморозков. Перезимовавшие же растения кок-сагыза — второго года вегетации — зацветают в начале лета и к середине лета цветение и плодоношение заканчивается. По окончании плодоношения двухлетние растения приостанавливают вегетацию, наступает период покоя. Таким образом цветение плантаций кок-сагыза продолжается в течение всего лета.

Цветение отдельных кустов кок-сагыза чрезвычайно растянуто: на одном и том же растении можно найти и уже опустевшие сухие цветоносы, и цветущие корзинки, и только начавшие образовываться бутоны.

Цветение каждой отдельной цветочной корзинки кок-сагыза, т. е. период, когда корзинка может быть опылена, продолжается несколько дней, в условиях Европейской части СССР обычно 4—5 дней.

Продолжительность цветения корзинки зависит от условий погоды, от температуры и влажности воздуха. В сухую, жаркую погоду цветение заканчивается скорее, в холодную и влажную цветение продолжается дольше.

В течение суток корзинка не все время открыта и доступна для опыления. Ночью корзинки закрыты, утром открываются (в средней полосе Европейской части СССР в середине лета часов в 8—9), а ко второй половине дня снова закрываются.

Экспозиция цветущих корзинок, т. е. время, которое они открыты в течение суток, изменяется от условий освещения, температуры и влажности воздуха. При сильном освещении, высокой температуре и низкой влажности воздуха экспозиция продолжается всего около 2 часов (по нашим наблюдениям, в Каунчах, Ташкентской области, в мае 1938 г.)

В условиях средней полосы Европейской части СССР экспозиция корзинок достигает в среднем 5—6 часов. Так, например, в июне 1938 г. возле Курска экспозиция колебалась в различные дни от 4 до 8 часов. В ясные солнечные дни корзинки открывались около 8 часов утра, в пасмурные — около 10 часов. Закрывались корзинки в ясные дни к 13—14 часам, в пасмурные — к 16—17 часам. В холодные дождливые дни корзинки полностью иногда совсем не раскрываются. Раскрытие и закрывание корзинок происходит в ясные дни дружно, в пасмурные — растянуто. Максимальное количество раскрытых корзинок наблюдается обычно около 11 часов утра.

При беглом осмотре цветущего поля кок-сагыза создается впечатление, что оно почти не посещается крупными опылителями. Особенно способствуют такому впечатлению наблюдения в тех местах, где, перемешиваясь с кок-сагызом, цветут другие растения, даже с тем же типом строения цветов. Так, в 1934 г. в Устимовке (Полтавская область) наблюдалось, что в местах, засоренных Sonchus, пчелы, крупные мухи и другие опылители держались на корзинках осота, видимо, отсутствуя на кок-сагызе.

Методика учета опылителей кок-сагыза

Для разрешения вопроса о фактической обеспеченности кок-сагыза опылителями прежде всего необходимо было найти статистически достоверный метод учета насекомых, посещающих цветущие корзинки.

Количественный учет опылителей высших растений — один из наименее разработанных разделов методики экологических исследований, как это справедливо отмечает Иванов. Иванов упоминает только подсчет количества опылителей, встреченных при экскурсионных обследованиях на цветах данного вида растения в единицу времени, и метод подсчета посещений опылителями модельных растений. Метод подсчета насекомых, встреченных за единицу времени, применяли: Мельниченко, учитывавший опылителей весенних растений, Музыченко—при изучении опылителей плодовых деревьев и махорки, и другие исследователи.

Методы, дающие статистически более достоверные результаты, применялись в работах энтомоклеверной сети (Алпатов и др.).

Для максимальной объективности и сравнимости цифрового материала мы считали необходимым получение данных о численности опылителей не только на одно растение, но и на единицу площади, для характеристики насыщенности опылителями не только отдельных корзинок, но и плантации в целом.

Нами был принят следующий метод учета посетителей корзинок. Посреди исследуемого поля выделяется учетная площадка в 100 м^2, захватывающая три рядка посева. На площадке вечером, накануне начала учета, отмечается 200 готовых раскрыться, но еще не цветших корзинок кок-сагыза.

В течение всего периода цветения этих корзинок наблюдатель ежедневно, через каждый час, проходит вдоль площадки, подсчитывая на ней всех посетителей цветущих корзинок, определяя их с той точностью, какую допускает определение на расстоянии по общему habitus. Мы стремились при таком определении не к точному определению видового состава посетителей, а к точному учету всех представителей более крупных групп насекомых, могущих иметь определенное значение в перекрестном опылении кок-сагыза. Соотношение же отдельных родов и видов внутри каждой такой группы нами определялось по параллельным, специально проводившимся массовым сборам посетителей корзинок морилкой (см. ниже).

Итоги пересчетов опылителей на делянке суммируются за каждый день наблюдения и высчитывается среднее количество посетителей на одно наблюдение. Приведение к одному наблюдению необходимо для получения сравнимых данных, так как количество ежечасных учетов неодинаково в разные дни, меняется в зависимости от продолжительности цветения (экспозиции) корзинок.

Ежедневно определяется также количество цветущих на делянке корзинок и путем соответствующего пересчета определяется среднее количество посетителей на тысячу цветущих корзинок на одно наблюдение. Для выяснения зависимости качества семян от посещаемости опылителями на заэтикетированные 200 корзинок, цветших во время проведения наблюдений, надевались бязевые изоляторы (во избежание разлета и потери семян).

По созревании семян изоляторы снимались, семена в них подсчитывались и определялось их качество.

В качестве величин, характеризующих обилие посетителей на корзинках за весь период цветения, мы принимали среднее количе-

ство посетителей на 100 м² или на 1000 цветущих корзинок на одно наблюдение за все дни учета [Гиляров (с)].

Проверка статистической достоверности этого метода была проведена на посевах кок-сагыза в Михневе (Московская область). Посреди поля были выделены три делянки по 100 м², на которых одновременно в течение четырех дней проводился учет посетителей цветущих корзинок (табл. 1).

Таблица 1

Среднее количество посетителей на 1000 цветущих корзинок кок-сагыза на учетных делянках, выделенных на одном поле

Михнево, 5—8. VIII. 1938 г.

№ учетной делянки	Пчелы (Apidae) суммарно	Мухи (Diptera) суммарно	Всего насекомых (включая и др. группы)	Количество цветших корзинок на делянке
1	4,29	1,71	6,90	1319
2	4,69	1,89	7,35	1310
3	4,49	1,71	6,64	1402
В среднем по трем делянкам (M)	4,49	1,77	6,96	1343,7
Среднее квадратичное отклонение σ	0,20	0,10	0,37	51,2
Средняя ошибка (m)	0,14	0,08	0,26	36,31
Показатель точности учета (P)	3,1	4,5	3,7	2,7

Средние цифры в табл. 1 выведены для каждой делянки за все 4 дня из 18 учетов (проводилось по 4—5 учетов в сутки).

Из приведенной таблицы видно, что точность принятого нами метода вполне удовлетворительная ($P<5$) и позволяет получать достоверные данные о численности посетителей цветущих корзинок („антобия", по терминологии В. Догеля).

Комплекс посетителей цветущих корзинок на плантациях

В каучуксовхозе № 17 (возле Курска), где на массиве двухлетней плантации площадью 100 га нами была проведена основная работа, учет, проведенный в июне 1938 г., показал следующее соотношение различных групп посетителей цветущих корзинок (табл. 2).

Из таблицы видно, что насекомые, бесспорно обеспечивающие перекрестное опыление — пчелы, мухи и бабочки,—составляли 34,4% посетителей (933 из 2712). Посетители, могущие быть случайными опылителями, составляли 52,14% (1414 особей). На долю посетителей, повреждающих цветочные корзинки, падало 13,46% (365 особей). Из посетителей, которые могут быть случайными опылителями, около половины падает на жуков-фалакрид — имагинальную форму вредителей семян.

В пределах опылителей наблюдалось следующее соотношение различных групп (табл 3).

В целях выяснения видового состава пчел, посещающих кок-сагыз, в период с 9 июня по 2 июля проводились регулярные сборы (через каждые 2—3 дня) пчел в морилку. Всего было собрано 370

пчел (сбор работающих пчел производился подряд, без выбора). Определение показало, что 70,3% от общего числа пчел падало на домашнюю пчелу (Apis mellifera L.).

Таблица 2

Соотношение различных групп насекомых, посещающих цветущие корзинки кок-сагыза, по данным учетов[1]

Каучуксовхоз № 17, июнь 1938 г.

Название насекомых	Общее количество особей	В % от всех встреченных насекомых	Название насекомых	Общее количество особей	В % от всех встреченных насекомых
Пчелы (Apidae)	647	23,86	Паразитические (Hymenoptera)	122	4,51
из них:					
Apis mellifera	344	12,68	Olibrus bicolor . .	771	28,43
Halictus spp.	263	9,73	Spermophagus sericeus G.	148	5,46
Другие виды:				2	0,07
Мухи (Diptera) . . .	273	10,07	Meloidae	5	0,18
из них:			Cantharis spp. . . .	288	10,61
крупные виды (Syrphidae, Tachinidae) .	83	3,06	Другие Coleoptera . . .	70	2,58
мелкие виды (Muscidae, Tripetidae) . . .	190	7,01	Клопы (Heteroptera) .	3	0,11
Бабочки (Lepidoptera)	13	0,48	Муравьи (Formicidae)	370	14,01
Итого насекомых, обеспечив. перекрестн. опыление	933	34,41	Другие неопределенные насекомые		

Дикие пчелы были представлены представителями четырех родов Halictus (28,3% от общего количества пчел), Andrena (0,8%), Meliffa (0,3) и Sphecodes (0,3%).

Таким образом, в опылении двухлетнего кок-сагыза в Курской области ведущая роль принадлежала домашней пчеле. На втором месте стояли дикие пчелы-галикты, остальные же виды пчел встречались редко и существенного значения в процессе опыления кок-сагыза не имели.

Таблица 3

Соотношение численности различных опылителей
Каучуксовхоз № 17, 1938 г.

Насекомые	Количество особей, встреченное при учете	%
Пчелы	647	69,3
Мухи	273	29,3
Бабочки . . .	13	1,4
Итого .	933	100,0

Определение соотношения различных групп опылителей кок-сагыза первого года вегетации в 1938 г. было проведено в Михневе (Московская область) в период с 5 по 8 августа, во время массового цветения. Учет этот дал следующие результаты (табл. 4).

Из табл. 4 видно, что насекомые, обеспечивающие перекрестное опыление (пчелы, мухи, бабочки), составляли 95,6% всех посетителей кок-сагыза первого года в Михневе.

Видовой состав пчел, посещающих кок-сагыз, изучался в период с 3 июня по 11 августа 1938 г. Всего за это время было проведено 28 сборов и было собрано 824 экземпляра.

Процентное соотношение пчел, пойманных при сборах в морилку, выражалось следующим образом:

[1] Цифры получены на основании 96 подсчетов на 100 м².

Домашняя пчела (Apis mellifera)	43,6
Andrena	1,7
Melitta	0,4
Bombus	7,6
Halictus	46,6
Dasypoda	0,1

Таким образом, ведущая роль в опылении кок-сагыза в Михневе принадлежала домашней пчеле и диким пчелам-галиктам. (Как будет указано ниже, лёт домашней пчелы на кок-сагызе в 1938 г. происходил преимущественно на двухлетних плантациях, тогда как основными опылителями однолетнего кок-сагыза были галикты).

Таблица 4

Соотношение различных опылителей кок-сагыза в 1938 г., в Михневе[1]

Название насекомых	Отмечено экземпляров	В % от всех встреченных насекомых
Пчелы (Apidae)	264	60,34
в том числе:		
Домашняя пчела (Apis mellifera)	2	0,46
Шмели (Bombus)	42	9,61
Halictus (мелкие виды)	220	50,34
Мухи (Diptera)	128	29,29
в том числе:		
крупные виды (Syrphidae, Tachinidae)	42	9,61
мелкие виды (Muscidae, Trypetidae)	86	19,68
Бабочки (Lepidoptera)	26	5,95
Жуки (Coleoptera)	16	3,66
Клопы (Heteroptera)	3	0,62
Итого	437	100,0

Шмели оказались довольно обычными посетителями кок-сагыза. На кок-сагызе были отмечены Bombus lapidarius L., B. serisquama F. Mor. B. subterraneus Krby., B. soroënsis F., B. derhamellus K. (В 1939, 1940 и 1941 гг. шмели на кок-сагызе в Михневе не встречались совершенно, а в 1942 г. снова стали постоянными посетителями кок-сагыза).

Интересно, что на обыкновенном одуванчике в окрестностях Киева Лебедев отмечает чрезвычайно сходный комплекс родов и видов пчел. Это показывает, что не только комплекс насекомых-вредителей кок-сагыза при введении его в культуру, но и комплекс насекомых-опылителей формируется за счет видов, которые ранее были в той или иной степени связаны с аборигенными одуванчиками [Гиляров (a, b)].

Ориентировочные наблюдения по опылителям кок-сагыза были проведены в 1938 г. и при маршрутном обследовании посевов в Каунчах (Узбекистан) в период массового цветения двухлетнего кок-сагыза (6 мая).

При просмотре 716 цветших корзинок из них было встречено: 49 пчел (в том числе 3 домашних и 44 галикта), 1 муха и 6 фалакрид. Таким образом, пчелы составляли основную массу опылителей кок-сагыза и в Каунчах.

Определение сборов опылителей, собранных на кок-сагызе в период с 3 по 20 мая в Каунчах, дало следующие результаты. Из собранных 93 экземпляров пчел 92,5% составляли галикты, 6,4%—другие дикие пчелы (Eucera, Panurgus) и 1,1%—домашняя пчела.

[1] Цифры получены на основании 54 подсчетов на 100-метровых делянках.

Приведенные данные показывают, что в условиях плантаций комплекс опылителей кок-сагыза формируется преимущественно из пчел рода Halictus (рода, обеспечивающего опыление кок-сагыза и на зарослях) и домашней пчелы.

Таким образом, в Европейской части Союза цветущие плантации кок-сагыза привлекают домашнюю пчелу, являющуюся одним из основных его опылителей в культуре (по данным сборов в морилку, 70,3% от числа всех Apidae в Курске, 43,6% в Михневе).

Сборами в морилку соотношение видов пчел, работающих на кок-сагызе, определяется с вполне удовлетворительной точностью, так как цифры, полученные этим методом, вполне соответствуют данным, полученным при подсчетах работающих пчел на учетных делянках.

Это иллюстрируется табл. 5, из которой видно, что соотношение численности домашней и диких пчел при применении обоих методов учета устанавливается с почти одинаковой точностью при различных условиях лёта домашней пчелы.

Таблица 5

Соотношение численности домашней и диких пчел, определенное различными методами

Место и срок сборов	Метод учета	Общее количество учтенных пчел	В том числе домашней %
Курск, 11—23 июня 1938 г.	Регистрация на корзинках	547	54,7
	Сбор морилкой	175	61,1
Михнево, 5—8 августа 1938 г.	Регистрация на корзинках	314	0,6
	Сбор морилкой	153	0,6

Таким образом, для общего суждения о соотношении численности домашних и диких пчел на кок-сагызе в грубом приближении

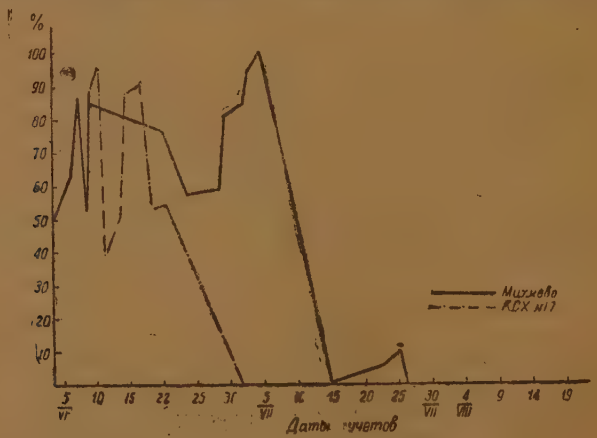

Рис. 1. Процент домашней пчелы и комплексе пчел, опылявших кок-сагыз (по данным 1938 г.)

может быть применен метод сбора морилкой. Поэтому для выяснения сезонных изменений, происходивших в комплексе пчел, посеща-

ющих кок-сагыз, мы воспользуемся данными массовых сборов в морилку. Данные показали, что соотношение численности домашней пчелы и галиктов может меняться в первую половину лета (до 20 июня в Курске, до 1 июня в Михневе). Ведущая роль в опылении кок-сагыза в 1938 г. принадлежала домашней пчеле (рис. 1). В этот период происходило массовое цветение кок-сагыза второго года вегетации.

Во второй половине лета, когда цвел однолетний кок-сагыз, ведущая роль в опылении кок-сагыза перешла к галиктам.

Относительно низкая роль галиктов в первой половине вегетационного периода стоит, очевидно, в связи с наличием у них двух генераций. Цветение кок-сагыза второго года совпало с периодом конца лёта первого поколения и началом лёта второго поколения. Цветение же однолетнего кок-сагыза совпадало, очевидно, с массовым лётом второй генерации галиктов. (Прекращение „работы" домашней пчелы на кок-сагызе во второй половине лета 1938 г. объяснялось снижением его нектароносности, вызванным засухой).

„Работа" пчел на кок-сагызе

Наблюдения над „работой" различных опылителей на кок-сагызе показали, что разные способствующие опылению насекомые неодинаково используют кок-сагыз. Мелкие пчелы Halictus берут пыльцу, крупные пчелы (Bombus, Apis, Eucera) посещают кок-сагыз ради нектара.

Наблюдения над домашней пчелой в полевых условиях показали, что во всех случаях она берет нектар, а не пергу. (В своей сводке по медоносным растениям Глухов рассматривает обыкновенный одуванчик как перганос, а не как нектаронос).

При взятии нектара из корзинок кок-сагыза домашняя пчела „работает" с более или менее постоянной интенсивностью, беря нектар в среднем из 64 цветков в минуту ($64{,}28 \pm 2{,}74$ по 68 хронометрическим учетам, проведенным в каучуксовхозе № 17).

Зная среднюю производительность „работы" пчелы (взятие нектара из одного цветка в секунду) и среднее количество цветков в корзинке (около 80), мы находим, что для взятия нектара из всех цветков корзинки пчелой требуется около 80 секунд. Цветение каждой корзинки, по наблюдению в каучуксовхозе № 17, продолжается в среднем около 4—5 часов в день, т. е. всего около 20 часов. Среднее количество цветущих корзинок в этом совхозе в середине июня равнялось 600 000—700 000 на 1 га.

Расчет количества пчел, которые могут обеспечить опыление, дает следующие результаты. Корзинки способны к опылению в течение 20 часов, т. е. 72000 секунд. На опыление корзинки пчела затрачивает 80 секунд. Таким образом, за 20 рабочих часов пчела может обслужить 900 корзинок, а для опыления 700 000 корзинок потребуется работа 778 пчел. Таким образом, опыление кок-сагыза домашней пчелой можно считать обеспеченным при средней посещаемости $\frac{778 \times 1000}{700\,000} = 1{,}1$ пчел на 1000 корзинок.

Влияние условий погоды на посещаемость кок-сагыза опылителями

В 1938 г. в каучуксовхозе № 17 (Курская область) мы провели исследование влияния погоды на посещаемость кок-сагыза опылителями. Условия погоды влияют на возможность опыления кок-сагыза двумя путями. Во-первых, при различных условиях погоды корзинки

открыты, т. е. доступны для посещения и опыления не одинаковое время, а, во-вторых, активность опылителей зависит от условий погоды, в первую очередь от температуры воздуха. В ясные солнечные дни корзинки были открыты 6—7 часов, в пасмурные — 10 часов. В самые холодные пасмурные дни, особенно дождливые, при повышенной влажности воздуха, корзинки только приоткрываются, не раскрываясь полностью. Так, например, 17 июня при средней температуре 15,1° (в 7 часов 15,4°, в 13 часов 16,2°, в 19 часов 14,3°), при средней относительной влажности воздуха 85% и облачности 10 баллов большинство корзинок полностью не раскрывалось. Но в тех случаях, когда корзинки не раскрываются, цветение их продолжительнее. Так, например, цветение основной массы заэтикетированных корзинок при наших наблюдениях продолжалось при разных условиях различное количество дней, как это видно из табл. 6.

Таблица 6

Влияние условий погоды на продолжительность цветения корзинок кок-сагыза

Средняя продолжительность цветения дни	Средняя температура воздуха за время цветения °С	Средняя относительная влажность за время цветения %	Среднее суточное количество осадков мм	Даты наблюдения
4	21,7	50,2	—	11—14/VI
5	15,7	70,4	3,1	16—20/VI

В холодную пасмурную погоду на плантации „работает" меньше опылителей, чем в солнечные ясные дни. Даже если рассматривать посещаемость поля в зависимости от одного фактора — средней температуры воздуха, — эта зависимость проявляется достаточно ярко; посещаемость корзинок опылителями и другими насекомыми находится почти в прямой зависимости от температуры воздуха (рис. 2 и 3).

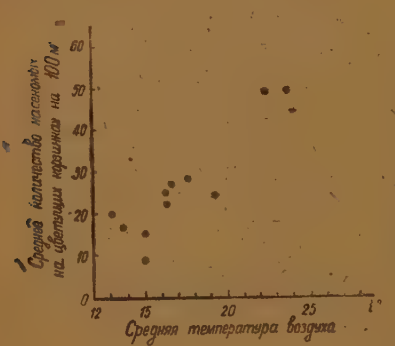

Рис. 2. Зависимость общей численности насекомых на цветущих корзинках кок-сагыза от средней температуры воздуха (Каучуксовхоз № 17, 1938 г.)

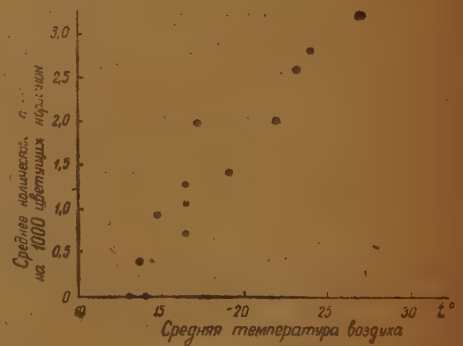

Рис. 3. Зависимость количества пчел, работающих на кок-сагызе, от средней температуры воздуха (Каучуксовхоз № 17, 1938 г.)

В зависимости от условий погоды меняется не только количество посетителей цветущих корзинок, но и процентное соотношение различных групп посетителей (табл. 7).

Таблица 7

Влияние условий погоды на соотношение численности различных групп опылителей кок-сагыза

Каучуксовхоз № 17, 1938 г.

Дата учета	Средняя температура воздуха	Общее количество отмеченных пчел	Общее количество отмеченных мух	% мух в комплексе пчелы+мухи	Облачность
12/VI	23,2	132	29	18,0	Ясно
13/VI	23,7	88	18	16,9	Ясно
11/VI	22,0	108	35	25,8	Ясно
16/VI	19,2	46	25	35,7	Пасмурно с прояснениями
26/VI	17,0	77	24	23,7	Ясно
20/VI	16,6	38	51	57,3	Переменно
23/VI	16,4	29	22	43,1	Переменно
24/VI	16,4	15	17	53,1	Пасмурно
17/VI	15,1	—	7	100,0	Пасмурно
18/VI	14,8	30	18	37,5	Ясно
19/VI	13,0	—	16	100,0	Переменно
25/VI	13,7	8	14	63,6	Переменно

Из табл. 7 видно, что при средних температурах воздуха выше 17° в комплексе опылителей кок-сагыза преобладают пчелы, а при температурах ниже 17° — мухи, деятельность которых меньше зависит от температурных условий. Из других посетителей корзинок в холодную погоду наиболее постоянны фалакриды и другие жуки, которых нельзя рассматривать как насекомых, обеспечивающих перекрестное опыление.

Наши данные показывают, что цветущий кок-сагыз в теплую, ясную погоду посещается бо́льшим количеством пчел. В пасмурные дни со средней температурой ниже 17° посещаемость кок-сагыза пчелами, как домашними, так и дикими, резко снижается. В особо холодные пасмурные дни (средняя температура воздуха 13—15°) пчелы на кок-сагызе совершенно прекращают „работу". Производительность же „работы" мух невелика. Мухи (тахины, сирфиды) проводят на корзинках обычно свыше 3—4 минут, причем иногда подолгу сидят на корзинках без движения.

Посещаемость кок-сагыза опылителями и завязывание семян

Для выяснения влияния посещаемости кок-сагыза опылителями на завязывание семян кок-сагыза определялось качество семян, собранных с корзинок, цветших в период, когда производился учет насыщенности поля опылителями. С каждой делянки было взято 200 корзинок и все семянки из них были проверены на выполненность путем прощупывания препаровальной иглой на стекле.

Статистическая обработка данных определения выполненности семянок проводилась путем дробного учета: за инварианты был принят процент выполненных семянок в каждых 25 корзинках. Таким образом нами было получено для каждой делянки восемь значений процента выполненных семянок, которые и подверглись обыкновенному вариационно-статистическому анализу. После этого контрольно-семенной лабораторией была определена всхожесть семян.

Сравнение посещаемости опылителями и качества семян кок-сагыза первого года для различных делянок в 1938 г. в Михневе при одинаковых условиях опыления дало результаты, сведенные в табл. 8.

Таблица 8

Посещаемость цветущих корзинок кок-сагыза и выполненность семян [1] Михнево, 1938 г.

Среднее количество цветущих корзинок на 100 м²	Количество опылителей в среднем на 1 учет на 1000 корзинок		Количество семянок в 200 корзинках	Процент выполненных семянок	Всхожесть выполненных семянок %
	пчелы	мухи			
1319	4,29	1,71	11 298	75,65±1,94	49
1310	4,69	1,89	11 220	73,69±4,20	59
1402	4,49	1,71	11 644	63,59±4,41	55

Таблица показывает, что при одинаковых условиях посещаемости опылителями на всех трех делянках семена оказались приблизительно одинакового качества.

Завязывание семян кок-сагыза при разных условиях посещаемости опылителями было следующим (табл. 9).

Таблица 9

Посещаемость цветущих корзинок кок-сагыза второго года опылителями и выполненность семян

Каучуксовхоз № 17, 1938 г.

Дата цветения корзинок	Среднее количество цветущих корзинок на 100 м²	Количество опылителей в среднем на 1000 корзинок		Количество семянок в 200 корзинках	Процент выполнения семянок	Всхожесть выполненных семянок %
		пчелы	мухи			
11–14/VI	6234	2,41	0,52	19583	77,97±1,97	73
16—20/VI	3690	0,70	0,80	17544	77,97±2,52	78
23—26/VI	2522	1,73	0,97	16771	80,68±1,36	74

Из таблицы видно, что при разных условиях посещаемости опылителями завязывание семян в каучуксовхозе № 17 было почти одинаковым.

Возникает вопрос, обеспечивало ли опыление кок-сагыза то минимальное среднее количество опылителей, которое наблюдалось при учетах? Минимальное среднее количество пчел было 0,7 на 1000 цветущих корзинок. Цветение корзинок в этот период продолжалось 5 суток (16—20 июня). Продолжительность суточной экспозиции корзинок в среднем была около 5 часов. Рабочее время, в течение которого насекомые могли опылять кок-сагыз, равнялось 25 часам, т. е. 1500 минутам. Таким образом, „работа“ пчел на 1000 корзинках равнялась 1050 пчело-минутам. Принимая, на основании наблюдений над „ра-

[1] Цветение отмеченных корзинок происходило с 5 по 8 августа, анализ — с 20 ноября по 5 декабря 1938 г.

ботой" домашней пчелы, что на опыление корзинки требуется 1′ 20″ (в корзинках кок-сагыза в каучуксовхозе № 17 было в среднем по 80 цветков), мы находим, что пчелы в период минимальной посещаемости корзинок опылителями обеспечивали опыление 787 корзинок из 1000, т. е. 78,7%.

Следует учесть, что производительность опыляющей „работы" домашней пчелы была вычислена на основании подсчета количества цветков кок-сагыза, из которых домашняя пчела берет нектар. Однако эту цифру производительности опыляющей „работы" пчелы надо признать несколько уменьшенной, так как, перенося пыльцу на ногах и брюшке, пчела может опылить гораздо большее количество цветков, чем то, из которого был взят нектар. Кроме того, необходимо учесть и роль других опылителей в процессе опыления кок-сагыза (в первую очередь мух), численно даже преобладавших над пчелами.

Таким образом, надо признать, что даже в дни наименьшей посещаемости кок-сагыза опылителями в каучуксовхозе № 17 наблюдавшееся количество опылителей обеспечивало возможность перенесения пыльцы на 100% корзинок. Тем не менее даже при очень большой насыщенности плантации кок-сагыза пчелами (11—14 июня) завязывание не было стопроцентным. Стопроцентное завязывание семян в корзинке наблюдается редко, в среднем в 5% случаев. Незавязывание семян происходит обычно в центральных кругах корзинки. Незавязывание семян в центральных кругах корзинки — явление, повидимому, физиологического порядка, так как наблюдается даже при наилучших условиях опыления.

У крым-сагыза (T. megalorhizon), размножающегося партеногенетически, семена центральных кругов также обычно невыполненные.

В 1939 г. был поставлен специальный опыт. На участке цветущего кок-сагыза в течение 26—28 июля 100 корзинок, в дополнение к естественному опылению насекомых (6,83 пчелы на 100 корзинок), получали дополнительное искусственное опыление в течение всех трех дней цветения. Нанесение пыльцы на рыльца подопытных соцветий достигалось следующим образом. В различных точках опытного участка срывались корзинки, в цветах которых только что вышли рыльца, обильно покрытые вытолкнутой из пыльников пыльцой. Сорванное соцветие подносилось к подопытному, с цветов которого предварительно удалялась собственная пыльца, и осторожным трением рылец сорванной корзинки о рыльца подопытного соцветия достигалось перенесение пыльцы. На каждую подопытную корзинку ежедневно наносилась пыльца из трех соцветий. По окончании цветения (7 августа) на опытные и контрольные корзинки были надеты изоляторы, снятые по созревании семян. Определение выполненности семянок в опыте с добавочным искусственным опылением дало следующие результаты (табл. 10).

Таблица 10

Влияние дополнительного опыления на завязывание семян кок-сагыза Мяхнево, 1939 г.

Вариант опыта	Количество семянок, взятых для анализа	Процент выполненных семянок
С добавочным опылением	1042	89,6 ±2,12
Контроль	1039	83,14±4,56

Из таблицы видно, что некоторое увеличение процента выполненных семянок в корзинках, получивших добавочное искусственное опыление, лежит в пределах ошибки опыта.

Этот опыт подкрепляет предположение, что незавязывание части семян в корзинках зависит не от недостатка перенесенной на них чужой пыльцы, а от физиологического состояния отдельных цветов.

Приведенные данные показывают, что плантации кок-сагыза в период цветения бывают обеспечены опылителями, что энтомоценоз цветущего кок-сагыза в условиях культуры формируется достаточно гармонично.

О радиусе рабочих полетов домашней пчелы на посевы кок-сагыза

Участие в опылении кок-сагыза домашней пчелы и высокое удельное ее значение в комплексе опылителей позволяют исключать зависимость опыления кок-сагыза от численности и деятельности диких пчел (галиктов и др.), численность которых в различные годы может подвергаться значительным колебаниям, в частности, под влиянием хозяйственной деятельности человека (при распашке необработанных земель и т. д.).

Резкое снижение численности пчел на плантациях в период цветения однолетнего кок-сагыза, наблюдавшееся в 1938 г., носило, очевидно, случайный характер и было вызвано сильной засухой, отрицательно сказавшейся на нектароносности кок-сагыза.

По наблюдениям в Михневе в 1939 г., посещаемость кок-сагыза первого года не отличается от посещаемости двухлетних плантаций (табл. 11).

Таблица 11

Посещаемость пчелами однолетнего и двухлетнего кок-сагыза
Михнево, 1939 г.

Возраст кок-сагыза	Дата наблюдений	Среднее количество пчел на 1000 цветущих корзинок	Процент домашних пчел от общего количества „работавших" пчел
Второго года . .	12—15/VI	6,6±0,55	57,0±6,24
Первого года . .	8—26/VII	5,3±0,88	62,0±6,6

Из таблицы видно, что домашняя пчела „работает" на кок-сагызе как на двухлетнем, так и на однолетнем, что потенциальная привлекательность однолетних плантаций не ниже, чем двухлетних.

Цветущие массивы кок-сагыза оказались вполне привлекательными для домашней пчелы. Так, например, в 1938 г. все наблюдения в каучуксовхозе № 17 проводились на массиве, удаленном на 4,5 км от ближайшей пасеки, а в Михневе — на 3,5 км. Высокая насыщенность домашними пчелами участков, находившихся под наблюдением, показывает, что радиус рабочей площади домашних пчел превышает установленные энтомоклеверной сетью 3 км (Алпатов и др.).

С целью установления влияния удаленности плантаций от пасеки на количество „работающих" на посеве пчел нами в 1939 г. в Михневе проводились специальные одновременные учеты на четырех

различно удаленных от пасеки делянках (по описанной выше методике), результаты которых сведены в табл. 12.

Таблица 12

Численность домашних пчел на участках кок-сагыза, различно удаленных от пасеки

Михнево, 1939 г.

Удаленность от пасеки км	Двухлетние плантации 20/VI		Однолетние плантации 11/VII	
	среднее количество пчел		среднее количество пчел	
	на 100 м²	на 1000 корзинок	на 100 м²	на 1000 корзинок
0	1,6	0,44	2,8	0,39
1	—	—	3,9	0,09
3	1,54	1,79	4,16	0,34
4	5,4	0,66	0,4	0,09

Из таблицы видно, что в пределах радиуса 4 км определенной зависимости между удаленностью плантации от пасеки и количеством „работающих" на ней пчел нет.

„Работа" домашней пчелы на кок-сагызе в теплице

Возможность привлечения для опыления кок-сагыза домашней пчелы была использована при селекционных работах по получению семян кок-сагыза в условиях теплицы. До наших работ по изучению опылителей кок-сагыза получение добавочного урожая семян в теплице (в зимне-весенний период) достигалось только при искусственном опылении, производившемся следующим образом.

Цветоносы растущих рядом кустов наклонялись друг к другу и пыльца с одной корзинки стряхивалась на другую. В ряде случаев после проведения таким путем искусственного опыления цветоносы надламывались и подсыхали (по учету в марте 1939 г. в 29% случаев).

Кроме того, искусственное опыление требовало значительной затраты сил специально обученных лиц. Эффект от искусственного опыления был незначителен (табл. 13).

Таблица 13

Выполненность семян кок-сагыза в теплице

Михнево, 1939 г.

Дата сбора семян	Характер опыления корзинок	Количество семянок, взятых для анализа	Процент выполненных семянок
7/IV	Корзинки цвели до начала лета пчел и опылялись искусственно	1828	25,2
19/IV	Корзинки цвели в период „работы" пчел . .	2178	70,8

23 марта 1939 г. в теплице отдела селекции на михневской базе Института каучуконосов был установлен улей. Уже в начале апреля в теплице наблюдалась массовая работа пчел на кок-сагызе.

Интересно, что домашняя пчела, в полевых условиях посещавшая кок-сагыз исключительно ради нектара, в условиях теплицы брала исключительно пыльцу.

Известно, что перга необходима пчелам для постройки сот. При недостатке перги пчелы не строят сот и не выделяют воска. Развитие расплода у пчел начинается с ранней весны, причем в это время должно быть непрерывное снабжение пергой, так как иначе может начаться гибель личинок в ячейках (Глухов). Очевидно, с началом жизни улья в теплице пчелам была необходима именно перга и, за неимением других пергоносов, домашняя пчела проводила на кок-сагызе „работу", не характерную для нее в полевых условиях.

При сборе пыльцы с цветущих корзинок домашняя пчела „работала" очень быстро. Средняя продолжительность пребывания пчелы на соцветии равнялась 4, 6 секундам (по данным 36 хронометражных учетов). Пчелы „работали" на кок-сагызе в теплице в течение апреля, мая и начала июня. К середине июня, когда кок-сагыз стал отцветать, пчелы стали вылетать из теплицы.

Насыщенность цветущего кок-сагыза пчелами в оранжерейных условиях была очень высокой, как это видно из табл. 14.

Таблица 14

Посещаемость домашними пчелами кок-сагыза в теплице
Михнево, 1939 г.

Дата учета	Количество цветущих корзинок кок-сагыза	Среднее количество пчел на 1000 цветущих корзинок (в среднем на одно наблюдение)
6/IV	1701	7
26/IV	664	20,3
5/V	853	16,5
10/V	682	21,1
15/V	559	25,7
21/VI	86	5,7

Значение домашней пчелы, как опылителя кок-сагыза, иллюстрируется табл. 13, показывающей сравнительную выполненность семян в теплице, собранных до и после установки улья.

Данные табл. 14 показывают высокую эффективность домашней пчелы, как опылителя кок-сагыза, и рентабельность установки улья в теплице в зимне-весенний период, при которой отпадает необходимость в искусственном опылении — трудоемком и недостаточно эффективном мероприятии.

Резюме

Кок-сагыз (Taraxacum kok-saghyz Rod.) — энтомофильное перекрестно-опыляющееся растение. Перенос пыльцы кок-сагыза на естественных зарослях (Сарджас, Семиречье) обеспечивается в основном дикими пчелами рода Halictus.

В условиях культуры основными опылителями кок-сагыза являются также пчелы, преимущественно домашняя пчела и представители того же рода Halictus.

Посещаемость кок-сагыза опылителями зависит от температуры воздуха. Пчелы (домашняя и дикие) „работают" при средней температуре воздуха выше 17°, прекращая „работу" при температуре ниже 13°. При более высоких (выше 17°) средних температурах воздуха в комплексе опылителей преобладают пчелы, при более низких — мухи.

Домашняя пчела в полевых условиях берет на кок-сагызе только нектар, а галикты — пыльцу.

Радиусы рабочих полетов домашней пчелы на плантации кок-сагыза превышают 3 км.

Продолжительность опыляющей „работы" домашней пчелы можно считать в среднем в 80 секунд за 1 цветочную корзинку.

Для обеспечения опылителями семеноводческих хозяйств по кок-сагызу необходимо, чтобы мощность пасеки обеспечивала единовременную „работу" 1000 пчел на 1 га посева кок-сагыза.

Установка ульев в условиях теплицы исключает необходимость в искусственном опылении (при селекционных работах в зимне-весенний период). Пчелы в условиях теплицы в зимне-весенний период берут с кок-сагыза пергу.

Энтомологическая лаборатория
Всесоюзного института каучуконосов
Москва

Поступило
27.XII.1942

ЛИТЕРАТУРА

Алпатов В. В., Андреева М. и др. Опыление красного клевера, М., 1933.
Гиляров М. С. (a) Природа, 7–8, 1938; (b) ДАН, XXVIII, № 9, 1940; (c) ДАН, XXX, № 9, 1941.
Гиляров М. С. и Лукьянович Л. М. Вредители и болезни каучуконосных растений, Сб. II, М., 1938
Глухов М. М. Важнейшие медоносные растения, М., 1929.
Іванов С. П. Методи кількісного обліку наземної фавни, Київ — Харьків, 1931.
Липшиц С. Ю. Новый каучуконосный одуванчик, М.-Л., 1934.
Лебедів О. Г. Збірник праць відділу екології наземных тварин, АН УРСР, Київ, № 1, 1934.
Мельниченко А. Н. Тр. IV. Всес. съезда зоологов, Киев—Харьков, 1931.
Музиченко Ю. О. (a) Збірник праць відділу екології наземных тварин, АН УРСР, Київ, № 4, 1937; (b) Там же, № 5, 1938.
Handel-Mazzetti H. Monographie d. Gattung Taraxacum, Wien, 1907.

M. S. GHILAROV AND Th. N. PRAVDIN. THE ECOLOGY OF KOK-SAGHYZ POLLINATION

Summary

Kok-saghyz (Taraxacum Kok-saghyz Rod.) is an entomophile cross-pollinating plant.

Under natural conditions (Sarjas, Semirechie) the transfer of pollen is mainly secured by the bee of the genus Halictus.

The cultivated plants of Kok-saghyz are likewise pollinated by bees—mainly by the domesticated bee, and by the representatives of the same genus Halictus.

The frequency with which Kok-saghyz is visited by the pollentransmitting insects depends on the temperature of the air. Both the domesticated and the wild bee work at a mean air temperature of about 17°C, and stop to when the temperature falls below 13°C. At higher mean air

temperatures (above 17°C) bees predominate among the pollinators, and at lower temperatures the first place is held by flies.

Under field conditions the domesticated bee takes only nectar from Kok-saghyz plants and the pollen is taken by the Halictus bees.

In their working flights to the plantations of kok-saghyz domesticated bees cover a radius of more than 3 km.

The time needed by a domesticated bee to pollinate one head is 80 sec on the average.

A seed producing farm of kok-saghyz must be provided by an army of pollinators as strong in number as to insure the simultaneous work of 1000 bees per one hectar of plantation.

No artificial pollination for the breeding work during the winter-spring season is needed provided the hives are kept in the hothouse. While in the hothouse during the winter and spring periods the bees take the pollen from the kok-saghyz.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 6 , 1943 Classe des sciences biologiques

Н. Е. БОШЕНЯТОВА и Л. Г. ВОРОНИН

О СЕКРЕТОРНОЙ ФУНКЦИИ ЖЕЛУДКА ОБЕЗЬЯН Macacus-Rhesus

(Представлено академиком Л. А. Орбели)

Низшие приматы относятся к тем животным, которые нечасто встречаются в лабораторной практике физиолога, отчасти потому, что они недостаточно распространены, отчасти потому, что работать с ними из-за их дикого нрава чрезвычайно трудно. По своим анатомо-физиологическим свойствам низшие обезьяны — интересный объект, как животные, высоко развитые и значительно ближе стоящие к человеку, чем наши обычные лабораторные животные.

Всестороннее изучение физиологии обезьян представляет значительный интерес, так как функции целого ряда органов обезьян еще до сих пор остаются мало изученными.

Исходя из этого, мы задались целью изучить функцию пищеварительного аппарата низших обезьян. Настоящее сообщение касается секреторной функции желудка макак-резусов. Литературные данные по этому вопросу чрезвычайно скудны. Нам удалось найти несколько сообщений Ferguson, но они не освещают интересующего нас вопроса потому, что автор не ставил своей целью изучить секреторную функцию желудка обезьяны, а испытывал влияние фармакологических веществ и перерезки n. n. vagorum на желудочную секрецию зеленых мартышек. Кроме того, применяемый автором метод „фракционных проб" вряд ли позволил бы осветить этот вопрос. Мы считали, что методы, применявшиеся при изучении пищеварения в лаборатории академика Павлова, будут также плодотворны и в данном случае.

Методика

Приступая к изучению указанного вопроса, мы столкнулись с методическими трудностями, вытекающими из особенностей поведения нашего подопытного животного. Обезьяны, с которыми нам пришлось иметь дело, относятся к стадным животным, что несколько облегчает их приручение, так как, попадая из стада в лабораторные условия, где обезьяна ежедневно находится в обществе человека, она постепенно приручается, что дает возможность сравнительно легко проделать ряд несложных и неболезненных процедур (взятие на руки, измерение температуры, взятие крови и пр.). Нам же предстояла задача более трудная: мы должны были удерживать обезьяну неподвижной примерно в одной и той же позе, подобно тому, как это проделывают с собаками. Для достижения этой цели мы применили способ иммобилизации обезьян во время опыта. Для этого был сконструирован станок по типу станка для собак. Для того, чтобы обезьяна находилась в нужном для нас положении и не срывала подвешенной к фистуле пробирки, брюшная область с двух сторон от передних и задних конечностей отгораживалась двумя составными деревянными щитами (рис. 1). Таким образом подопытное животное хорошо фиксировалось и вместе с тем могло менять положение конечностей и несколько менять положение туловища по продольной оси. Приданное обезьяне положение не является совершенно неестественным, так как эти животные передвигаются и стоят на четвереньках. Неестественным было не положение, а неподвижность, чего избежать в условиях нашего опыта не представля-

лось возможным. Обезьяна, впервые поставленная в такой станок, пытается освободиться, рвется, отказывается от еды, еду бросает прочь, но уже на 2—3-й день еду берет, а попытки освободиться значительно уменьшаются. Пищу обезьяне мы обычно давали в станке, надеясь подавить „рефлекс свободы" пищевым рефлексом, подобно тому, как это практиковалось в Павловской лаборатории с особо непокорными собаками. Мы не можем утверждать, что этого нам удалось достигнуть даже через 4—5 месяцев, так как, несмотря на то, что почти все наши обезьяны большую часть опыта вели себя спокойно, стоило только подойти к станку, поправить завязку халата или подвешенную пробирку, как это вызывало кратковременный взрыв возбуждения, агрессию и попытки освободиться.

Рис. 1

Для изучения секреторной функции желудка было прооперировано пять обезьян макак-резусов в возрасте от 4 до 6 лет: двум был сделан изолированный желудочек; одной наложена желудочная фистула и сделана эзофаготомия; одной, помимо изолированного желудочка, была сделана фистула и эзофаготомия и, наконец, одной была наложена только желудочная фистула. Иннервация желудка макак-резуса осуществляется двумя ветвями блуждающего нерва, веерообразно спускающимися от малой кривизны по передней и задней стенке. Кроме того, по брыжеечным сосудам подходят к желудку тонкие нервы. В надежде на эти нервы мы и прооперировали животных. Однако наши надежды не оправдались, так как желудочки, изолированные по Павлову, функционировали как гейденгайновские. Таким образом, на этих животных можно было изучить только вторую фазу секреции желудка, а в течение первой фазы выяснить на животных с фистулой желудка и эзофаготомией. После операции до полного заживления ран обезьянам из предосторожности одевались халатики из кожи или толстой парусины, так как оперированные обезьяны обычно проявляют большой интерес к ране, выдергивают швы, пытаются вырвать фистульные трубки и загрязняют рану. После заживления у обезьян с малыми желудочками халатики снимались, а обезьяны с фистульными трубками продолжали оставаться в халатах все время. Одной обезьяне („Рапира") халат не был одет и через неделю она выдернула фистульную трубку. К счастью, вторичное вставление трубки обошлось благополучно, но мы больше не решались оставлять обезьян без „одежды".

Опыты с поддразниванием

На трех обезьянах „Трубок", „Дуграт" и „Рапира" поставлено 16 опытов о поддразниванием различными сортами пищи. Обычно при поддразнивании приходилось делать вид, что подопытное животное не интересует экспериментатора; пища на глазах у животного перекладывалась из одной посуды в другую, делался вид, что пища приготавливается и т. д. При задержке дачи пищи животное зачастую

проявляло бурную двигательную реакцию, что отрицательно влияло на секрецию желудка. Особенно этим отличалась „Рапира". Проведенные с ней опыты не увенчались успехом.

Опыт № 4. 2. I. 1939 г.

Самец макак-резус „Дуграт", поддразнивание яблоками, мандаринами и хлебом Количество желудочного сока (в $см^3$) по четвертям часа: 5,0 (реакция на лакмус щелочная); 3,5 (реакция щелочная); 4,0 (слабокислая реакция).

Опыт № 7. 26. III. 1939 г.

Самец макак-резус „Трубок", поддразнивание яблоками в течение одного часа.

Часы	Количество сока $см^3$	Свободная HCl %	Общая кислотность %	Переваривающая сила (по Метту)
I	23,8	0,26	0,3	4,3
II	16,5	0,29	0,34	4,1
III	16,7	0,3	0,33	4,5

Подобные результаты мы имеем и в остальных опытах. Вышеприведенные протоколы показывают значительную разницу кислотности и переваривающей силы желудочного сока у одной и другой обезьяны. Что различие зависит не от заглатывания слюны и забрасывания дуоденальных соков, следует из того, что у „Дуграта" не было отмечено забрасывания дуоденальных соков, а слюна не могла попасть, так как эта обезьяна эзофаготомирована. У неэзофаготомированной обезьяны „Трубок", ввиду возможного примешивания слюны, истинная кислотность желудочного сока, повидимому, еще выше.

„Мнимое кормление"

Всего поставлено на двух обезьянах „Дуграте" и „Рапире" 33 опыта. „Мнимое кормление" в большинстве опытов продолжалось 1 час, а в некоторых — 2 часа. Следует заметить, что во всех опытах срок кормления нарочно брался длинный, так как обычно обезьяны долго поедают пищу: сначала пищу разгрызают, выбирают более вкусную часть, затем перебирают брошенные остатки. Пища сначала может попасть в защечные мешки, а затем уже медленно пережевывается и попадает в желудок. Учитывая, что процесс поедания у обезьян растянут, мы и в опытах удлиняли время кормления. Нижеприведенные табл. 1 и 2 иллюстрируют результаты „мнимого кормления".

В таблицах приведены средние цифры довольно близких друг к другу по цифровому выражению опытов. Количественное выражение кислотности не приводится, так как не во всех опытах оно определялось. Определение производилось также лакмусом; в преобладающем количестве опытов реакция желудочного сока нейтральная или слабощелочная и реже слабокислая. В таких случаях свободная кислота составляла от 0,014 до 0,018% и общая кислотность от 0,02 до 0,021% (кислотность определялась титрованием 0,1 *n.* раствором NaOH). Как закономерность, в опытах у одной и другой обезьяны отчетливо выступает тот факт, что отдельные пищевые продукты вызывают различный секреторный эффект; на первом месте стоят яблоки, на втором — морковь и на третьем — сырые яйца. Эти же отношения выступают и в опытах с 2-часовым кормлением; так, у обезьяны „Дуграт" при 2-часовой „мнимой еде" на яблоки выдели-

лось за 4 часа 150,5 см³, на морковь — 102,5 см³, на сырые яйца — 79 см³.

Таблица 1

„Мнимое кормление" в течение одного часа. Макак-резус „Рапира"

Название пищи	I час		II час		III час		Общее количество сока за 3 часа см³
	количество сока см³	переваривающая сила	количество сока см³	переваривающая сила	количество сока см³	переваривающая сила	
Яблоки (среднее из 2 оп.) .	15,3	2,2	12,1	2	7,1	1,5	34,5
Морковь (среднее из 2 оп.) .	15,0	2,4	8,5	1,6	9,5	1,8	33,0
Яйца сырые (среднее из 3 оп.)	9,0	1,8	7,5	1,8	5,9	1,6	22,4
Хлеб	11,0	2,3	10,0	1,7	7,0	1,8	28,0
Капуста . . .	14,3	4,5	8,8	4,0	3,6	2,5	26,7
Саранча живая	12,0	1,7	9,8	0	5,0	0	26,8

На основании работ академика Павлова и его сотрудников (Павлов и Шумова-Симановская, Кетчер, Лобасов и др.), мы знаем, что количество желудочного сока при „мнимой еде" зависит от пищевой возбудимости животного, от того сыто ли оно или голодно, охотно ли ест пищу или нет. Установить эту зависимость на обезьянах нам не удалось.

Таблица 2

„Мнимое кормление" в течение одного часа. Макак-резус „Дуграт"

Название пищи	I час		II час		III час		Общее количество сока за 3 часа см³
	количество сока см³	переваривающая сила	количество сока см³	переваривающая сила	количество сока см³	переваривающая сила	
Яблоки (среднее из 3 оп.) .	35,3	1,7	31,7	1,5	29,3	1,6	96,3
Морковь (среднее из 2 оп.) .	26,7	1,7	20,0	1,4	16,2	2,0	62,9
Яйца сырые (среднее из 2 оп.)	18,3	1,5	17,0	1,6	9,6	1,8	44,9
Хлеб	17,0	2,5	20,0	1,3	14,0	2,0	51
Редиска . . .	33,5	1,5	29,0	1,0	24,0	1,1	86

Ниже приводятся два протокола опытов „мнимого кормления". В одном случае одна и та же пища поедалась плохо, в другом — с

жадностью. Однако разница в эффекте отсутствует и даже, наоборот, наблюдается наибольшее увеличение в опыте, где животное явно плохо ест.

Опыт № 12. 25. III. 1939 г.

Самка макак-резус „Рапира". „Мнимое кормление" сырыми яйцами в течение часа.

Часы	Количество сока см³	Переваривающая сила	Кислотность %	Примечание
I	10,5	3,0	0,021	Ест плохо
II	8,5	2	—	
III	7,5	2,1	—	

Опыт № 4

Самка макак-резус „Рапира". „Мнимое кормление" сырыми яйцами в течение часа.

Часы	Количество сока см³	Переваривающая сила	Кислотность %	Примечание
I	10,0	1,6	0	Ест хорошо
II	9,0	1,6	0	
III	5,0	1,6	0	

Обезьяны особенно хорошо едят живую саранчу, тем не менее на саранчу выделилось (табл. 2) желудочного сока меньше, чем на яблоки и морковь.

В цитированных выше работах из Павловской лаборатории отмечен факт, что „мнимое кормление" плотными веществами всегда сопровождается бо́льшим желудочным сокоотделением, чем „мнимое кормление" жидкими веществами (молоко, бульон), а вода вовсе не вызывает сокоотделения.

Мы не располагаем большим материалом, а поэтому далеки от того, чтобы делать категорические утверждения. Однако факты, полученные нами, говорят за то, что величина желудочной секреции при „мнимом кормлении" зависит не только от пищевой возбудимости животного или консистенции пищи, но и от других факторов, повидимому, связанных с качеством пищи.

Опыты с изолированным малым желудочком

Опыты ставились на трех обезьянах макак-резус с изолированным малым желудочком по Павлову. Однако, как это уже указывалось, в силу анатомических отношений желудочки функционировали как гейденгайновские.

Одна из этих обезьян—„Сцилла"—находилась под наблюдением недолгое время, так как она была прооперирована незадолго до летнего периода, в течение трех месяцев на ней не ставились опыты и отверстие малого желудочка закрылось полностью. На „Сцилле" поставлено несколько опытов; всякий раз удавалось собрать не больше 0,5 см³ нейтрального или слабощелочного сока со слизью. На второй обезьяне — самце макак-резусе „Дуграте" — поставлено 14 опытов, но так как в 13-м и 14-м опытах была обнаружена проходимость из большого желудка в малый, то опыты прекращены.

Эта обезьяна была использована для опытов с „мнимым кормлением", для чего ей произвели соответствующие операции, во время которых также был устранен дефект малого желудочка. Латентный период сокоотделения характерен непостоянностью и колеблется от 10 до 60 минут. В течение 3—4-часового опыта при еде фруктов и хлеба удавалось собрать не больше 1 см³ слабокислого или нейтрального желудочного сока со слизью. Третья обезьяна „Жека", самка макак-резус, в станке стоит плохо, всякое приближение экспериментатора и прикасание к ней вызывает бурную двигательную реакцию. Ориентировочные опыты дают приблизительно те же результаты, что и опыты на других обезьянах. В течение 2-часового опыта удается получить от 1,0 до 1,2 см³ желудочного сока слабокислой реакции, свободной соляной кислоты — 0,048%; общая кислотность — 0,065%. Обезьяна вне опыта кормится в клетке без последующего выдерживания в станке, так как желудочный сок не разъедает у нее кожи живота.

Опыты по методу „пробного завтрака"

Как в опытах с поддразниванием и с „мнимым кормлением", так и в опытах с изолированным малым желудочком мы постоянно наблюдали чрезвычайно низкую кислотность желудочного сока, а иногда наблюдалось полное отсутствие кислотности и даже слабощелочная реакция, что совершенно не вяжется с обычным представлением. Так как только у одной обезьяны из пяти мы получили желудочный сок сравнительно высокой кислотности, то мы решили подвергнуть проверке этот вопрос на большем количестве обезьян. С этой целью проведена серия опытов — методом „пробного завтрака" — на 10 обезьянах (8 макак-резусов и 2 макак-яванских).

В качестве „пробного завтрака" применялись капустный сок или 5% раствор спирта, которые вливались натощак в желудок посредством тонкого зонда, вставленного через носоглотку. Спустя 40 минут после введения капустного сока или 5% спирта, содержимое желудка выкачивалось шприцем и подвергалось анализу. Обезьяны во время процедуры удерживались руками. Табл. 3 и 4 показывают, что кислотность желудочного сока низка.

Таблица 3

„Пробный завтрак" — капустный сок

Опыт 16. IX. 1939 г.

№ или кличка обезьяны	Свободная HCl %	Общая кислотность %
585	0,014	0,043
467	0,021	—
475	0,0	0,007
507	—	0,018
Эмир	0,021	0,043
481	0,0	0,0
407	0,0	0,014

Таблица 4

„Пробный завтрак" — 5% спирт

№ или кличка обезьяны	Свободная HCl %	Общая кислотность %
500	0,007	0,018
467	0,021	0,029
511	0,007	0,010
501	0,007	0,021
Эмир	0,010	0,021
481	0,010	0,018
Тустеп	0,021	0,040

Обсуждение полученных результатов и выводы

Полученные факты не дают возможности полностью осветить секреторную функцию желудка низших обезьян, однако, отдельные вопросы этой деятельности после проведения нескольких серий опытов

выяснились в достаточной степени. Нужно считать несомненным фактом чрезмерно низкую кислотность, граничащую с полным ее отсутствием. Из 15 подопытных обезьян только у одной („Трубок") мы обнаружили высокую кислотность, приближающуюся к уровню кислотности человека. Эта обезьяна через 4 месяца после поступления к нам в лабораторию погибла от туберкулеза. Секция показала глубочайшее поражение всех без исключения внутренних органов. Таким образом, нельзя считать этот единственный случай нормальным. Данные Ferguson, полученные на зеленых мартышках, свидетельствуют, что у этих обезьян очень низкая кислотность желудочного сока — 0,109%, а свободная HCl доходит только до 0,043%. Величины, полученные Ferguson, несколько больше наших, однако, все же далеки от величин, характеризующих кислотность желудочного сока человека.

В значительной части наших опытов мы получали желудочный сок слабощелочной реакции; это подщелачивание происходило за счет забрасывания дуоденальных соков. И, несмотря на слабощелочную реакцию, желудочный сок переваривал белок меттовских палочек, в то время, как известно, что фермент желудочного сока, пепсин, разрушает белки только в кислой среде. Переваривающая сила была примерно в 2 раза ниже, чем в опытах с желудочным соком собаки. Несомненно, следует допустить, что в желудке обезьяны при наличии слабощелочной реакции белок расщепляется трипсином, который забрасывается из двенадцатиперстной кишки. Это предположение подтверждается еще тем, что в опытах, где не происходило забрасывания дуоденальных соков, желудочный сок не переваривал белка меттовских палочек. Возникает вопрос: продуцирует ли железистый аппарат обезьяны пепсин? Однако опыты говорят за наличие пепсина в желудочном соке, так как при добавлении 0,5% раствора соляной кислоты белок меттовских палочек переваривается в такой же мере, как и в опытах с желудочным соком собаки. Кроме того, гистологическое исследование[1] слизистой оболочки желудка обезьяны (слизистая взята во время выкраивания лоскута для изолированного желудочка) подтвердило наличие главных и обкладочных клеток. Таким образом, возможно, что пепсин часто находится в недеятельном состоянии, которое обусловлено недостатком кислоты в желудочном соке.

Если мы обратимся к данным сравнительной физиологии, то увидим, что у некоторых животных, не близко стоящих к обезьянам, желудочный сок имеет щелочную реакцию, а в связи с этим и отсутствует действие пепсина на белок. Карпович у карповых рыб наблюдал исключительно трипсинное переваривание, а у камбал пепсин играет второстепенную роль. У лягушек (Тимофеев) желудочный сок переваривает белок только при добавлении к нему соляной кислоты. Из млекопитающих низкую кислотность желудочного сока имеет коза: свободная HCl колеблется от 0,041 до 0,043%, общая кислотность — от 0,05 до 0,12 (Grosser). У некоторых сельскохозяйственных животных (лошадь, свинья) в желудке имеет место амилолитическое переваривание пищи при наличии непрерывной секреции с постоянным забрасыванием дуоденальных соков (Кратинов, Троицкий). Наконец, в желудочном соке нормальных детей рядом авторов (Якобсон, Клементсон, Hertz, Казанская) во многих случаях

[1] Гистологическое исследование провел по нашей просьбе зав. прозектурой А. А. Сергеев, за что мы приносим ему искреннюю благодарность.

отмечено отсутствие свободной кислоты без видимых нарушений здоровья. Китайгородская из лаборатории Разенкова также отмечает у детей в возрасте от 4 месяцев до 12 лет „анацидный тип реакции желудочной клетки". Исходя из данных сравнительной физиологии, автор считает такой тип желудочной секреции „филогенетически атавистическим".

Приведенные нами сравнительно-физиологические данные указывают на общеизвестную приспособляемость животных, в зависимости от экологических факторов. Возможно, что и у наших подопытных животных под влиянием постоянной овощно-фруктовой пищи секреторная функция желудка претерпела известные изменения вопреки морфологической структуре. Трудно сказать, произошло ли это изменение в филогенезе или зависит от неправильного рациона питания, применяющегося многие годы при содержании обезьян в неволе. Обычно принято считать, что обезьяны питаются овощами, фруктами, зернами и другими видами растительной пищи, однако, проведенный нами опыт показал, что из 230 обезьян в Сухуми все едят яйца, все с жадностью набрасываются на саранчу, некоторые едят мясо, сосиски, отдельные представители макак-лапундр едят даже сырое говяжье мясо. Никто не исследовал, чем питаются обезьяны у себя на родине. Возможно, что многие низшие обезьяны по типу питания приближаются к всеядным животным. Если это так, то вероятно, что секреторная функция желудка претерпела некоторые изменения под влиянием питания в неволе. Это находит подтверждение в данных Коштоянца, который показал, что содержание собак в течение сравнительно недолгого периода (около 40 дней) на углеводистом режиме ведет к снижению кислотности желудочного сока. Для выяснения этого вопроса проводятся дальнейшие исследования. Можно было бы допустить, что обнаруженные нами качественные отклонения желудочного сока обезьяны по сравнению с желудочным соком других высших животных и человека зависят от эмоциональных влияний, легко возникающих у этих животных при наших методах работы с ними. Однако это опровергается уже тем фактом, что мы не имеем поражения кожи брюшной поверхности животного на месте выхода малого желудочка, несмотря на то, что животные зачастую кормились в клетке и не ставились в станок для собирания сока, как это обычно принято в опытах с собаками, во избежание разъедания кожи брюшной поверхности выделяющимся соком. Наконец, одна обезьяна с малым желудочком, оставленная без особого ухода на 3 месяца, не имела следов разъедания кожи желудочным соком, а отверстие малого желудочка постепенно закрылось, что вряд ли могло иметь место при кислой реакции желудочной секреции. Лишь незначительное покраснение, вследствие раздражения вытекающим соком, наблюдалось у одной обезьяны.

На основании наших опытов мы имеем возможность сделать следующие выводы и предположения:

1. Желудочный сок обезьян макак-резусов обладает чрезвычайно низкой кислотностью от 0,01 до 0,043%. Следовательно, можно предположить, что пищеварение происходит в нейтральной или слабощелочной среде, создающейся за счет забрасывания дуоденальных соков и заглатывания слюны.

2. Разрушение белка в желудке осуществляется, повидимому, частично трипсином, поступающим при забрасывании дуоденальных соков.

3. Наличие в желудочном соке пепсина доказывается тем, что при добавлении 0,5% HCl желудочный сок переваривает белок.

4. Количество желудочного сока при „мнимом кормлении" зависит не только от пищевой возбудимости животного и консистенции пищи, но и от других свойств пищи.

5. Чрезвычайно низкая кислотность желудочного сока, повидимому, обусловлена овощно-фруктовым питанием.

6. При наличии щелочной реакции в желудке обезьяны, повидимому, создаются условия для амилолитического переваривания за счет слюнной диастазы и амилазы дуоденальных соков, а также не исключается возможность наличия амилазы в желудочным соке.

Физиологическая лаборатория
субтропического филиала ВИЭМ
г. Сухуми

Поступило
15.IV. 1941

ЛИТЕРАТУРА

Кетчер. Диссертация, СПБ., 1890.
Китайгородская. Сб. „К механизму регуляции деятельности пищеварительных желез", ВИЭМ, 1937.
Карпович. Физиол. журн. СССР, XXI, в. 1, 1936.
Коштоянц. Журн. эксп. биол. и мед., 1, в. 1, 1928.
Кратинов. Физиол. журн. СССР, XXV, в. 1—3, 1938.
Павлов и Шумова-Симановская. Врач, 41, 1890.
Соколов, цит. по Бабкину. Внешние секреции пищеварительных желез, 1927.
Троицкий. Физиол. журн. СССР, XXV, в. 1—2, 1938.
Тимофеев. Физиол. журн. СССР, XXII, в. 2, 1937.
Якобсон, Клементсон, Hertz, Казанская, цит. по Китайгородской.
Ferguson. J. Physiol., 82, 1, 1934.
Ferguson a. Smith E. Journ. Physiol., 83, 455, 1935.
Ferguson a. Smith E. Amer. Journ. Physiol., 109, 34, 1934.
Grosser. Zbl. für Physiol., 265, 1905.
Hartmanna. Straus. The anatomy of the Rhesus monkey.
Zuckerman S. Functional affinities of man, monkeys and apes. A study of the bearings of physiology and behaviour of the takanomy and philogeny of lemurs, monkey, apes and man, London, 1933.

N. E. BOSHENIATOVA and L. G. VORONIN. ON THE SECRETORY FUNCTION OF THE STOMACH IN MACACUS RHESUS

Summary

In order to investigate the secretory function of the stomach there have been operated five monkeys Macacus rhesus at the age of 4—6 years. Two of them were made a Heidenhain pouch, one was applied a gastric fistula and subjected to oesophagotomy; the fourth was oesephagotomized inaddition to pouch, and, lastly, the fifth was applied a gastric fistula only.

The tests involved feeding, sham feeding and deluding. Along with this, 10 monkeys were experimented upon according to the method of test-breakfast.

On the ground of our experiments the following conclusions and assumptions are to be drawn:

1. The gastric juice of monkeys Macacus rhesus shows a very low acidity ranging from 0.01 to 0.043 per cent. Consequently it may be assumed that digestion proceeds in a neutral or weakly-alkaline medium created at the expense of duodenal juices and swallowing of salive.

2. Protein digestion in the stomach seems to proceed partly under the influence of trypsin supplied along with the duodenal juices.

3. The presence in the gastric juice of pepsin is evidenced by the fact that when added 0.5 per cent HCl the stomachal juice is able to digerate proteins.

4. The amount of gastric juice secreted in the case of „sham feeding" depends not on the food excitability of the animal and the consistency of the food alone, but also on other properties of the food.

5. The extremely low acidity of the gastric juice is likely to be due to vegetable and fruit diet.

6. In the case of an alkaline reaction in the stomach of the monkey there are created conditions for amylolythic digestion at the expense of salivary diastase and amylase of the duodenal juices; the presence of amylase in gastric juice is not excluded either.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

Серия биологическая

СОДЕРЖАНИЕ ВЫП. 1—6 ЗА 1943 г.

ВЫП. 1

Стр.

Е. Ю. Ченыкаева. Холинэстераза тонических и нетонических мышц лягушки 3

Е. Ю. Ченыкаева и Н. М. Шамарина. Холинэстераза в мышцах моллюсков и иглокожих 7

Н. И. Михельсон. Холинэстераза в экстрактах различных мышц. Сооб. 1. Холинэстераза в некоторых скелетных мышцах кошки, собаки и кролика 13

А. Г. Гинецинский и Н. И. Михельсон. Влияние эзерина на наружные мышцы глазного яблока . . 21

Р. Г. Лейбсон. Содержание холинэстеразы в мышце, подвергающейся атрофии 25

Е. Ю. Ченыкаева. Содержание ацетилхолина в эмбриональных и денервированных мышцах кролика . . . 35

Н. М. Шамарина. Анализ пессимальной реакции мышцы при эзериновом отравлении:
Сообщение 1 39
Сообщение 2 50

А. Г. Гинецинский и Н. М. Шамарина. Значение ацетилхолина для развития пессимальной реакции в мышцах млекопитающих 58

ВЫП. 2

Л. Ф. Березкина. О возможности индукции хрящеобразования 67

Р. Л. Борсук. К вопросу о роли центральной нервной системы при регенерации хвоста у аксолотля . . . 74

И. А. Раппопорт. Генетический анализ зависимой дифференциации в эмбриогенезе двукрылых. Сообщ. 2. Превращение антеннально-глазного комплекса 80

Л. Г. Лейбсон и Р. С. Лейбсон. Нервная и гуморальная регуляция содержания сахара в крови в процессе онтогенеза. Сообщ. 1. О содержании сахара в крови у куриных эмбрионов и цыплят раннего возраста . 93

Г. В. Гершуни и С. П. Нарикашвили. О деятельности проприоцепторов скелетной мышцы лягушки при воздействии некоторых химических веществ 101

Н. М. Шамарина. Функциональные особенности соматической мускулатуры костистых рыб 116

ВЫП. 3

Стр.

Л. К. Лозина-Лозинский. Колебания интенсивности дыхания у насекомых в связи с температурой и развитием 125

Н. В. Зимкин и А. В. Лебединский. Об отношении глазодвигательного нерва к движениям зрачка кролика 135

Н. Вержбинская, Н. Итина, Е. Крепс и А. Смирнов. О буферных свойствах крови млекопитающих 140

А. М. Зимкина. О влиянии раздражения мозжечка на кривую мышечного утомления у кошек и собак . 152

С. П. Нарикашвили и Г. В. Гершуни. О влиянии моторной денервации на деятельность проприоцептивных аппаратов скелетной мышцы лягушки 160

С. М. Дионесов. О гормональной регуляции желудочной секреции при „болевом" раздражении. Сообщение 2. О влиянии инсулина и адреналина (при одновременном введении) на секреторную деятельность желудочных желез 166

Л. Г. Лейбсон и Р. С. Лейбсон. Нервная и гуморальная регуляции содержания сахара в крови в процессе онтогенеза. Сообщ. 2. Влияние введения инсулина, адреналина и глюкозы на содержание сахара в крови у куриных эмбрионов 176

ВЫП. 4

В. С. Кирпичников. Экспериментальная систематика сазана (Cyprinus Carpio L.) 1. Рост и морфологическая характеристика тапорацского, волго-каспийского и амурского сазанов в условиях прудового выращивания . . 189

П. И. Спасский. Остатки китообразных из верхнего сармата окрестностей г. Дербента 221

А. А. Кулькес. Влияние ионных соотношений на коллоидно-химический состав сахарной свеклы . . . 228

Р. Л. Берг. Происходит ли элиминация особей гетерозиготных по летальным мутациям в естественных популяциях Drosophila melanogaster . 243

ВЫП. 5

С. В. Семихатова. Редкие спириферы серпуховской свиты 249

Е. А. Иванова. О функциональном значении апикального аппарата спириферид 265

Б. К. Лихарев. О новом пермском Spirifer, приближающемся к Sp. striatus sow 279

Б. К. Лихарев. Об одной руководящей форме ферганского верхнего карбона Spirifer (Choristites) fritschi Schellwien var. ferganica Licharew. . . . 286

К. И. Журавлев. Находки остатков верхнеюрских морских рептилий в Савельевском сланцевом руднике . 293

ВЫП. 6

В. А. Новиков. Исследование солеустойчивости хлопчатника 307

М. П. Айзупет. Исследование регенерационных процессов развивающихся костей 332

М. С. Гиляров и Ф. Н. Правдин. Экология опыления кок-сагыза . . . 343

Н. Е. Бошенятова и Л. Г. Воронин. О секреторной функции желудка обезьян Macacus Rhesus . . . 361

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

Серия биологическая, 1943 г.

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

Айзупет М. П. Исследование регенерационных процессов развивающихся костей. Стр. 332.

Берг Р. Л. Происходит ли элиминация особей гетерозиготных по летальным мутациям в естественных популяциях Drosophila melanogaster? Стр. 243.

Березкина Л. Ф. О возможности индукции хрящеобразования. Стр. 67.

Борсук Р. Л. К вопросу о роли центральной нервной системы при регенерации хвоста у аксолотля. Стр. 74.

Бошенятова Н. Е. и Воронин Л. Г. О секреторной функции желудка обезьян Macacus Rhesus. Стр. 361.

Вержбинская Н., Итина Н., Крепс Е. и Смирнов А. О буферных свойствах крови млекопитающих Стр. 140.

Воронин Л. Г. см. Бошенятова Н. Е. и Воронин Л. Г.

Гершуни Г.В. и Нарикашвили С.П. О деятельности проприоцепторов скелетной мышцы лягушки при воздействии некоторых химических веществ. Стр. 101

Гершуни Г. В. см. Нарикашвили С. П. и Гершуни Г. В.

Гиляров М. С. и Правдин Ф. Н. Экология опыления кок-сагыза. Стр. 343.

Гинецинский А. Г. и Михельсон Н. И. Влияние эзерина на наружные мышцы глазного яблока. Стр. 21.

Гинецинский А. Г. и Шамарина Н. М. Значение ацетилхолина для развития пессимальной реакции в мышцах млекопитающих. Стр. 58.

Дионесов С. М. О гормональной регуляции желудочной секреции при „болевом" раздражении. Сообщение 2. О влиянии инсулина и адреналина (при одновременном введении) на секреторную деятельность желудочных желез. Стр.166.

Журавлев К. И. Находки остатков верхне-юрских морских рептилий в Савельевском сланцевом руднике. Стр. 293.

Зимкина А. М. О влиянии раздражения мозжечка на кривую мышечного утомления у кошек и собак. Стр. 152.

Зимкин Н. В. и Лебединский А. В. Об отношении глазодвигательного нерва к движению зрачка кролика. Стр. 135.

Иванов Е. А. О функциональном значении апикального аппарата спириферид. Стр. 265.

Итина Е. см. Вержбинская Н., Итина Н., Крепс Е. и Смирнов А.

Кирпичников В. С. Экспериментальная систематика сазана (Cyprinus carpio L). 1. Рост и морфологическая характеристика тапораванского, волго-каспийского и амурского сазанов в условиях прудового выращивания. Стр. 189

Крепс Е. см. Вержбинская Н., Итина Н., Крепс Е. и Смирнов А.

Кулькес А. А. Влияние ионных соотношений на коллоидно-химический состав сахарной свеклы. Стр. 228

Лебединский А. В. см. Зимкин Н. В. и Лебединский А. В.

Лейбсон Р. Г. Содержание холинэстеразы в мышце, подвергающейся атрофии. Стр. 25

Лейбсон Л. Г. и Лейбсон Р. С. Нервная и гуморальная регуляция содержания сахара в крови в процессе онтогенеза. Сообщение 1. О содержании сахара в крови у куриных эмбрионов и цыплят раннего возраста. Стр. 93.

Лейбсон Л. Г. и Лейбсон Р. С. Нервная и гуморальная регуляция содержания сахара в крови в процессе онтогенеза. Сообщение 2. Влияние введения инсулина, адреналина и глюкозы на содержание сахара в крови у куриных эмбрионов. Стр. 176.

Лейбсон Р. С. см. Лейбсон Л. Г. и Лейбсон Р. С.

Лихарев Б. К. О новом пермском Spirifer, приближающемся к Sp. striatus sow. Стр. 279.

Лихарев Б. К. Об одной руководящей форме Ферганского верхнего карбона Spirifer (Choristites) fritschi Schellwien var. ferganica Licharew. Стр. 286.

Лозина-Лозинский Л. К. Колебания интенсивности дыхания у насекомых в связи с температурой и развитием Стр. 125.

Михельсон Н. И. Холинэстераза в экстрактах различных мышц. Сообщение 1. Холинэстераза в некоторых скелетных мышцах кошки, собаки и кролика Стр. 13.

Михельсон Н. И. см. Гинецинский А. Г. и Михельсон Н. И.

Нарикашвили С. П. и Гершуни Г. В. О влиянии моторной денервации на деятельность проприоцептивных аппаратов скелетной мышцы лягушки. Стр. 160.

Нарикашвили С. П. см. Гершуни Г. В. и Нарикашвили С. П.

Новиков В. А. Исследование солеустойчивости хлопчатника. Стр. 307.

Правдин Ф. Н. см. Гиляров М. С. и Правдин Ф. Н.

Раппопорт И. А. Генетический анализ зависимой дифференциации в эмбриогенезе двукрылых. Сообщение 2. Превращение антенально-глазного комплекса Стр. 80.

Цена 9 руб.

ОТКРЫТА ПОДПИСКА
НА ЖУРНАЛЫ АКАДЕМИИ НАУК СССР
на 1944 год

№ п/п	Наименование журналов	Колич. №№ в год	Подписная цена в год
1	Акта физико-химика	6	54
2	Астрономический журнал	6	36
3	Биохимия	6	48
4	Ботанический журнал	6	36
5	Вестник Академии Наук СССР	12	60
6	Джорнал оф физикс	6	36
7	Доклады Академии Наук СССР на русск. яз.	36	90
8	Доклады Академии Наук СССР на иностр. яз.	36	90
9	Журнал общей биологии	6	48
10	Журнал общей химии	12	72
11	Журнал прикладной химии	12	96
12	Журнал технической физики	12	72
13	Журнал физической химии	6	54
14	Журнал экспериментальной и теоретической физики	12	96
15	Записки Всероссийского минералогического общества	4	36
16	Зоологический журнал	6	48
17	Известия Академии Наук СССР—Отделение технических наук	12	96
18	Известия Академии Наук СССР—Отделение химических наук	6	48
19	Известия Академии Наук СССР—серия биологическая	6	54
20	Известия Академии Наук СССР—серия географическая и геофизическая	6	48
21	Известия Академии Наук СССР—серия геологическая	6	48
22	Известия Академии Наук СССР—серия математическая	6	36
23	Известия Академии Наук СССР—серия физическая	6	48
24	Известия Всесоюзного географического общества	6	48
25	Математический сборник	6	54
26	Микробиология	6	48
27	Наука и жизнь	12	36
28	Почвоведение	10	80
29	Прикладная математика и механика	6	48
30	Природа	6	36
31	Советская ботаника	6	48
32	Успехи современной биологии	6	48
33	Успехи химии	6	48

ПОДПИСКА ПРИНИМАЕТСЯ ГОДОВАЯ и ПОЛУГОДОВАЯ

Подписку и деньги направлять по адресу: Москва, Пушкинская, 23, „АКАДЕМКНИГА", расчетный счет № 150376 в Московской городской конторе Госбанка.

ПОДПИСКА ПРИНИМАЕТСЯ ТАКЖЕ ДОВЕРЕННЫМИ КОНТОРЫ „АКАДЕМКНИГА", всеми отделениями конторы „АКАДЕМКНИГА":

Казань, ул. Баумана, 19; Свердловск, ул. Малышева, 58; Ташкент, ул. Пушкинская, 31; Ленинград, ул. Володарского, 53-а

и повсеместно на почте.